

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. HERTWIG und **W. von WALDEYER-HARTZ**
in Berlin

Neunzigster Band

Erstes Heft

Mit 9 Tafeln und 6 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1917

Ausgegeben am 8. Juni 1917



GENERAL LIBRARY
DEC 23 1918
UNIV. OF MICH.

Inhalt.

Abteilung I.

Seite

Die Wirkung der Radiumstrahlen auf tierische Gewebe. (Experimentell-histologische Untersuchung an Geweben von Amphibienlarven.)

Von Walter Grasnick, Berlin-Lichtenberg . . . 1

Hierzu Tafel I.

Über Plasmastrukturen in Sinnesorganen und Drüsenzellen des Axolotls.

Von Dr. Cecylia Beigel-Klaften, 2. Assistentin
am Zoologischen Institut der Universität Lemberg.
(Aus dem Zoologischen Institut der Universität
Lemberg unter der Leitung von Prof. Dr. Joseph
Nusbaum-Hilarowicz) 39

Hierzu Tafel II und III.

Neutralviolett extra.

Von P. G. Unna und L. Golodetz 69

Hierzu Tafel IV.

Die Chromatophoren der Reptilienhaut.

Von Privatdozent Dr. W. J. Schmidt, Bonn, Zoologisches Institut 98

Hierzu Tafel V—IX und 6 Textfiguren.

*Die Herren Mitarbeiter des „Archiv für mikroskopische Anatomie“
erhalten 50 Sonderabdrücke umsonst. Weitere gewünschte Exemplare
werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.*



Die Wirkung der Radiumstrahlen auf tierische Gewebe.

Experimentell-histologische Untersuchung an Geweben von Amphibienlarven.

Von
Walter Grasnick.

Hierzu 1 Tafel.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung, Literatur	Seite 1—2
I. Geschichtlicher Rückblick	
1. Morphologische und histologische Ergebnisse	3—6
2. Chemisch-physiologische und biologische Erklärungsversuche	6—10
II. Material und Methoden der Versuche	11—14
III. Übersicht über die makroskopisch und mikroskopisch beobachteten Veränderungen der bestrahlten Gewebe	15—21
IV. Cytologische und histologische Ergebnisse	21—28
V. Zusammenfassung der Ergebnisse, Deutungsversuche und Vergleiche mit den Ergebnissen und Hypothesen anderer Autoren	28—37
Tafelerklärung	38

Einleitung, Literatur.

Seit in den letzten Jahren des vorigen Jahrhunderts die Wirkung der Radiumstrahlen auf lebende Gewebe entdeckt wurde, haben viele Forscher diese eigenartige Wirkung zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht. Ungefähr seit dem Jahre 1904 nahm diese Forschung einen ganz besonderen Aufschwung, da man die elektive Wirkung der Radiumstrahlen zur Beseitigung von inoperablen Geschwülsten des menschlichen Körpers hoffen zu können.

Die Forscher, welche dieses Ziel vor Augen hatten, benutzten meist für ihre Versuche die Gewebe des Menschen und höherer Tiere. Unter Ausschluss der rein klinischen Arbeiten wären auf

diesem Gebiete zu erwähnen Heinecke (1903), Friebe (1903), Seldin (1904), Thies (1905), Harvey (1908), Guyot (1909) u. v. a.

Forscher, welche die Radiumwirkung mehr als Zellproblem auffassten oder nach einer chemisch-physiologischen Erklärung suchten, experimentierten meist mit isolierten lebenden Zellen oder jungen Entwicklungsstadien von Tieren und Pflanzen. So untersuchten Aubertin, Beaujard, Bergonié, Tribondeau, Delamare u. a. die Einwirkung der Radiumstrahlen auf das Blut, die Wirkung auf die Samenzellen im Hoden wurde besonders eingehend untersucht von Albers-Schönberg (1903), Régaud und Dubreuil (1907), Barratt und Arnold (1908). Die Beeinflussung und abweichende Entwicklung bestrahlter Ei- und Samenzellen, sowie junger Embryonen beschreiben G. Schwarz (1903), Bohn (1903), Bergonié et Tribondeau (1904), Perthes (1904), Schaper (1904), O. Levy (1906), Jan Tur (1906, 1911), Hasebrock (1908), Barlow and Bonney (1909), Bardeen (1909, 1911), O. und G. Hertwig (1911, 1912, 1913), Fräulein P. Hertwig (1911, 1913, 1914), Oppermann (1913), Stachowitz (1914), Packard (1914, 1915). Auch Botaniker wie z. B. Koernicke (1905), Guilleminot (1908), Molisch (1913) benutzten für ihre Bestrahlungsversuche meist pflanzliche Samen und Keimlinge. Protozoen bestrahlten E. G. Willcock (1904) und Fräulein M. Zuelzer (1905). Als den biologischen Problemen der Radiumwirkung nahestehend seien aus der chemisch-physiologischen Literatur erwähnt die Arbeiten von Wohlgemut (1904), K. v. Korosy (1911) und Bickel (s. Handb. f. Rad.-Biol. u. Ther.).

Im folgenden Abschnitt werde ich eine kurze vergleichende Übersicht über die hauptsächlichsten morphologischen und histologischen Ergebnisse der erwähnten Autoren geben, woran sich in einem weiteren Abschnitt die von ihnen daraus abgeleiteten Theorien anschliessen werden. Der zweite Teil der Arbeit enthält den Bericht über die von mir angestellten Versuche, ihre Ergebnisse und deren Deutung.

Ich will nicht verfehlen, Herrn Geheimrat O. Hertwig an dieser Stelle zu danken für die Anregung und das Material zu dieser Arbeit, sowie die dauernde Aufmerksamkeit, die er ihr entgegenbrachte.

I. Geschichtlicher Rückblick.

1. Morphologische und histologische Ergebnisse.

Die überwiegende Mehrzahl der Arbeiten auf dem Gebiet der Radiumstrahlenwirkung betont als das am meisten in die Augen fallende Ergebnis eine Schädigung der bestrahlten Zellen und Gewebe, die bei höher differenzierten Geweben zu verschiedenen Formen von Degeneration führt. Bei bestrahlten Ei- und Samenzellen sowie jungen Embryonen bewirken auch schon geringe Strahlendosen deutlich eine Verlangsamung des Wachstums und der Entwicklung. Dass sehr geringe Dosen die Entwicklung anzuregen und zu beschleunigen vermöchten, ist zwar von Guilleminot, Barley and Bonney u. a. als wahrscheinlich hingestellt, aber nie sicher nachgewiesen worden. Dagegen werden von mehreren Autoren übereinstimmend nach Bestrahlung anormale Wucherungen der Epidermis und des ontogenetisch von ihr abstammenden Medullarrohrs beschrieben (Thies, O. Levy, O. und G. Hertwig, Stachowitz). Nach Thies (1905) setzen die Wucherungen offenbar nach längerer Bestrahlung ein, die unter gewissen Umständen mitotische und amitotische (Guyot) Zellteilung hervorruft.

Ein charakteristischer Unterschied der β - und γ -Strahlen des Radiums von anderen Reizquellen besteht darin, dass sich ihre Wirkung auf den Organismus erst nach einer gewissen Zeit deutlich bemerkbar macht. Nur wenige Angaben widerstreiten dieser „Latenz“, so legen z. B. Aubertin und Delamare bei der Beschreibung der Radiumstrahlenwirkung auf das Blut Nachdruck auf das sofortige Eintreten (*précocité*) der Veränderungen.

Bedeutend heftiger ist der Streit der Meinungen über einen andern wichtigen Punkt, nämlich die elektive Wirkung der Radiumstrahlen. Dass gewisse Gewebe, wie Hoden und Eierstöcke, besonders stark geschädigt werden, kann wohl als sicher gelten. Dass die Strahlen auch auf das Nervensystem eine elektive Wirkung ausüben, wird schon von einigen bestritten (Obersteiner), und ähnliches gilt vom Blutgefäßsystem. Der Kernpunkt des Streites liegt aber darin, ob die elektive Wirkung nur in einer sehr verschieden starken Schädigung der Gewebe bestehe oder ob gewisse Gewebe gar nicht oder nur sekundär oder gar direkt in völlig abweichender Weise beeinflusst werden. Wie ich später

zeigen werde, wirkt die Unklarheit hierüber auch stark auf die Theorien der Radiumwirkung zurück.

Eine kurze Zusammenfassung der Tatsachen über das Verhalten der verschiedenen Gewebearten ergibt ungefähr folgendes: Radiumgeschädigte Epidermis zeigt im allgemeinen Merkmale degenerativen Zerfalls (Thies u. a.), unter gewissen Umständen, die nicht genau bekannt sind, treten dabei die oben erwähnten Wucherungen auf, die Guyot als Knötchen bezeichnet; O. Levy beschreibt sie an Froschlarven als warzenförmige Hervorragungen der Haut und legt ihnen den — von Roux für ähnliche Anomalien gewählten — Namen „Framboisia“ bei. Auf das Bindegewebe üben die Strahlen einen zerstörenden Einfluss aus, doch sind auch hier und bei Knorpel Wucherungen beobachtet worden (Thies, Seldin). Die elastischen Fasern werden nicht geschädigt (Guyot); widerstandsfähig ist auch das Chordagewebe (nach Stachowitz, O. Levy). Die Veränderungen bestrahlter Muskulatur sollen nach manchen Autoren nur gering sein; stärkere Schädigungen beginnen nach Guyot mit einer kleinzelligen Infiltration zwischen den Muskelbündeln, wodurch deren Fasern auseinandergezwängt werden. Später schwindet auch die Quer- und Längsstreifung und schliesslich tritt an die Stelle der Fibrillen ein Granulationsgewebe.

Hämolyse durch Radiumbestrahlung von Blut haben Salomonson und Dreyer (1904) sowie Henri und Meyer (1904) nachgewiesen. Die Veränderungen des Gefäßsystems in bestrahlten Geweben werden übereinstimmend beschrieben als starke Erweiterung, hervorgerufen durch pralle Füllung mit Blutzellen, unter denen Leukozyten vorwiegen (Danyse, Obersteiner, Thies, O. Levy, Guyot). Guyot hält die Erweiterung der Blutgefässe nur für eine sekundäre Wirkung der Radiumstrahlen, direkt hervorgerufen durch die gleichzeitigen Wucherungen der Epidermis, welche ein stärkeres Nahrungsbedürfnis besitzen. Die andern erwähnten Forscher sprechen sich für eine direkte Beeinflussung des Blutgefäßsystems aus, lassen aber dabei ungewiss, ob die Gefässwände direkt geschädigt werden, was Guyot völlig bestreitet.

Was die Schädigung des Nervensystems durch das Radium betrifft, so scheinen die Widersprüche der Autoren, die hier bestehen, sich dadurch aufklären zu lassen, dass das junge, noch

in Differenzierung begriffene Nervensystem stark geschädigt wird (Schaper, O. Levy, O. Hertwig, Stachowitz, Jan Tur), während vollentwickelte Ganglienzellen kaum beeinflusst werden (Obersteiner).

Die grosse Empfindlichkeit der Geschlechtsorgane, insbesondere der Keimzellen von Tieren und Pflanzen gegen Radiumstrahlen ist häufig festgestellt worden und hat wohl niemals Widerspruch gefunden.

Die Versuche, welche über die Beeinflussung anderer innerer Organe durch Radiumstrahlen angestellt worden sind, sind nicht sehr zahlreich und bieten histologisch nichts grundsätzlich Neues.

Bei der Erforschung der elektiven Wirkung der Radiumstrahlen ist man noch einen Schritt weiter gegangen und hat festzustellen versucht, ob von den jeder Zelle eigentümlichen Bestandteilen einzelne stärker und schneller geschädigt werden als die übrigen. Für die Bearbeitung dieses Problems hat man aus praktischen Gründen möglichst wenig differenzierte Zellen, z. B. Eizellen oder junge Embryonen gewählt. Die Zellfunktion, welche durch die Radiumstrahlen zuerst sichtlich leidet, ist die der normalen mitotischen Teilung (Perthes, Schaper, Koernicke Barratt und Arnold, O. und G. Hertwig, Packard). Es treten unregelmässige Mitosen auf, manchmal ist auch amitotische Teilung beobachtet worden (Koernicke, Barratt und Arnold u. a.). Schliesslich findet meist ein völliges Schwinden der Teilungsfähigkeit statt. Eine Beschleunigung der Teilungsintensität durch Bestrahlung mit geringen Dosen wird von Barlow, Bonney und G. Bohn behauptet, letzterer hält sogar Anregung zu parthenogenetischer Entwicklung durch Radiumstrahlen für möglich. Die Beeinflussung der Mitosen und das Auftreten von pyknotischen und sogenannten siegelringförmigen Kernen erklären viele Autoren (Bohn, Koernicke, O. und G. Hertwig, Stachowitz, Jan Tur) durch eine Schädigung des Chromatins (siehe nächsten Abschnitt). Über die andern Komponenten der Zelle findet man meist keine Angaben; Koernicke behauptet, dass Kino- und Trophoplasma pflanzlicher Zellen völlig unbeschädigt bleiben, Packard dagegen sagt, dass bei der Polzellenbildung bestrahlter Eier die chromatische und achromatische Substanz der Spindel anormal wird und glaubt auch eine direkte Schädigung des Zellplasmas aus einigen Tatsachen schliessen

zu müssen, z. B. daraus, dass bestrahlte Seeigeleier die Fähigkeit verlieren, die Eimembran nach der Befruchtung abzuheben.

2. Chemisch-physiologische und biologische Erklärungsversuche.

Der erste Versuch zu einer umfassenden chemisch-physiologischen Erklärung der Radiumwirkung rührt von G. Schwarz her. Schwarz hat festgestellt, dass bei bestrahlten frischen Hühnereiern eine Veränderung des Dotters an Farbe, Konsistenz und Geschmack stattfindet, während die Proteine des Eiweisses unverändert bleiben. Er deutet die Veränderung des Dotters als eine Spaltung des Lecithins in Stearinsäure, Glycerinphosphorsäure und Cholin, welches letztere Trimethylamin (festgestellt durch Geschmack) abspaltet. Er folgert dann weiter, dass der Lecithingehalt, der in Eizellen und Zellen wachsender Gewebe häufig nachgewiesen sei, der Grund für die Empfindlichkeit dieser Gewebe gegen die Radiumstrahlen sei. Auf Grund dieser Hypothese haben in den nächsten Jahren mehrere Forscher, unter andern auch Schaper, die Ergebnisse ihrer Bestrahlungsversuche gedeutet.

Bald haben aber Zweifel und Gegenbeweise zu einer völligen Ablehnung der Lecithinhypothese geführt. Thies hat die Schwarzschen Versuche am Hühnerei wiederholt, hat aber trotz Anwendung stärkerer Präparate nicht die von Schwarz beobachteten Veränderungen feststellen können. Gegen die allgemeine Geltung der Lecithinhypothese wird ferner von Thies und anderen der Umstand eingewendet, dass die Radiumstrahlen nur Tiefenwirkung, nicht seitliche Ausdehnung der Wirkung zeigen, ferner dass bei voll entwickelten, in toto bestrahlten Tieren der lecithinarme Muskel stärker geschädigt wird als die lecithinhaltigen Ganglienzellen. Von R. Werner u. a. angestellte Versuche haben ergeben, dass die Injektion der Abbauprodukte des Lecithins nicht die charakteristische Wirkung der Radiumstrahlen hervorzubringen vermag. O. Hertwig endlich hat exakt nachgewiesen, dass Froschlarven die gleichen Schädigungen aufweisen, wenn vor der Befruchtung das Spermatozoon oder ihre dotterreiche — also auch lecithinreiche — Eizelle, aus denen sie sich entwickeln, bestrahlt worden sind.

Nach Widerlegung der Schwarzschen Lecithinhypothese haben viele Forscher geglaubt, von chemischen Hypothesen besser

ganz absehen und vorläufig eine Deutung der Strahlenwirkung nur mit biologischen Begriffen unternehmen zu sollen.

O. Levy, der besonders von der Tatsache ausgeht, dass das in Bildung begriffene Nervensystem stark geschädigt wird, ausgebildete Ganglienzellen dagegen relativ unempfindlich sind, glaubt die Radiumwirkung und besonders deren elektive Eigenschaft dadurch allgemein erklären zu können, dass er eine Degeneration der Zellen je nach der Stärke ihrer generativen Selbstassimilation annimmt. Er sagt: „Schwere degenerative Schädigung trifft die Zellen, die nicht nur sich teilen, sondern nach der Teilung in einem raschen Assimilationsprozess zu der ursprünglichen Grösse heranwachsen müssen.“

Guyot findet den Grund der Radiumwirkung in einem anormal lebhaften Reiz, der besonders die Epithelzellen zu überstürzter Entwicklung und rapider Involution anreizt, neben der bei intensiver Radiumwirkung eigentlich nekrobiotische Prozesse erst sekundär oder doch in zweiter Linie einhergehen.

O. Hertwig erklärt die Radiumwirkung als eine direkte und ausschliessliche oder doch stark überwiegende Schädigung der Kernsubstanzen. Er sagt (1913): „Namentlich das Chromatin wird schon durch kleinste Dosen radioaktiver Strahlung in seinen Lebenseigenschaften verändert und durch grössere Dosen so geschädigt, dass es die Fähigkeit zu wachsen und sich durch Mitose in gesetzmässiger Weise zu vermehren verliert, dass es einem allmählichen Zerfall unterliegt und in denselben allmählich auch den es einschliessenden Zellkörper hineinzieht.“ Hertwig beruft sich dabei auf die Ergebnisse mehrerer Vorgänger und stützt sich besonders auf die von ihm experimentell festgestellte Tatsache, dass Embryonen, die aus normalen, mit radiumbestrahltem Sperma befruchteten Eiern sich entwickeln, alle typischen Radiumschädigungen aufweisen. Er führt aus (Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 77, S. 133 ff.), dass ein im Spermium entstandenes Gift (z. B. Abbauprodukte des Lecithins) gegebenenfalls nur in ganz „homöopathischen Dosen“ in das Ei eingeführt werde und, da ein chemisches Gift sich nicht im Ei vermehren könne, selbst wenn man eine sehr gleichmässige Verteilung in alle Furchungszellen annehme, so stark verdünnt werde, dass man ihm die auftretenden intensiven Schädigungen nicht zuschreiben könne und eigentlich annehmen müsse, dass es durch den Stoffwechsel ausgeschieden

werden sollte. Hertwigs „biologische Theorie“ nimmt dagegen an, dass die radiumkranke Kernsubstanz des Spermiums „durch das Mittel der Zellteilung vermehrt, schliesslich im gesamten Eihalt verteilt und jeder Embryonalzelle zugeführt wird“. Er fährt fort: „Wieviel ist in dieser Beziehung die biologische der rein chemischen Hypothese überlegen! Wie wird es jetzt ohne weiteres verständlich, dass die im bestrahlten Samenfaden entstandene kranke Substanz, auch wenn sie anfangs als eine homöopathische Dosis erscheint, schliesslich die mehr als tausendmal grössere Masse des Eies im Entwicklungsprozess vergiftet. Denn sie wirkt wie ein *contagium vivum*. Der kranke Samenfaden verhält sich genau wie ein Bakterium, wenn es im tierischen Organismus eine Infektionskrankheit verursacht.“

Diese Theorie ist etwas abgeändert worden durch O. und G. Hertwigs Entdeckung, dass auch solche Froschlarven Symptome der Radiumkrankheit aufweisen, die mit starkbestrahltem Sperma befruchtet, sich nach Eliminierung des Spermachromatins parthenogenetisch entwickeln. G. Hertwig weist durch genaue cytologische Beobachtung nach, dass die mit Radiumstrahlen geschädigte Kernsubstanz von Seeigelspermien nach der Befruchtung normaler Eier eine Schädigung in deren Kernsubstanz hervorruft. Er folgert daraus (*Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 79 II, S. 213): „Diese Schädigung des mütterlichen Chromatins kann allein durch den radiumkranken Spermakern hervorgerufen sein, dessen durch die Radiumstrahlen veränderte Chromatinmasse allein durch die nahe Berührung die normale Chromatinsubstanz so tiefgreifend verändert hat. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir hier eine Art chemischer Giftwirkung annehmen, hervorgerufen durch eine Substanz, die sich im Samenkern unter der Einwirkung der Radiumstrahlen durch Zerfall gewisser Stoffe gebildet hat.“

Stachowitz (1914) hat versucht, die Hertwigsche Chromatinhypothese, die aus exakten Versuchen mit Ei- und Samenzellen abgeleitet worden ist, auch zur Erklärung seiner an bestrahlten embryonalen Geweben gewonnenen Ergebnisse heranzuziehen. Um die elektive Wirkung zu erklären, zieht er die an sich wenig sagende Folgerung: „Wir müssen also eine verschiedenartige Einwirkung auf die Kernsubstanzen der einzelnen Organe annehmen.“ Und da er O. Levys Hypothese der elektiven Schädigung von Zellen stärkster generativer Selbstassimi-

lation ablehnt, sieht er sich genötigt, die elektive Schädigung der Nervenzellen aus „einer im Verhältnis zu anderen Zellen grösseren Reizbarkeit (!) und deshalb weitgehender Schädigung bei Veränderung der chemischen Struktur“ zu erklären. Eine derartig vitalistische Anwendung der Chromatinhypothese dürfte jedoch kaum noch den Wert einer Erklärung besitzen.

Packard dagegen neigt zu der Ansicht, dass die Chromatinhypothese im Grunde chemisch (fundamentally chemical in its nature) sei. Er sieht (1914) mit Hertwig den Beginn der Radiumwirkung auch in einer Schädigung der Kernsubstanz, wendet sich aber gegen Hertwigs Begriff „contagium vivum“ und sieht eine wirkliche Lösung des Problems nur in einer chemischen Erklärung, zu der ja auch G. Hertwig in dem von mir erwähnten Zitat hinneigt. Packard ist ein eifriger Verteidiger der schon vor ihm mehrfach aufgestellten Hypothese, die man wohl als die Enzymhypothese der Radiumwirkung bezeichnen kann. Er formuliert sie mit den Worten: „The solution of the problem lies, I believe, in the fact that the protoplasmic and nuclear elements are not directly affected by the radiations but indirectly by means of enzymes which are activated by the treatment“ (Journ. of. Exper. Zool., Vol. 16, p. 117).

Packard und schon vor ihm Neuberg, Henri und Mayer, J. Wohlgemut, Werner, v. Korosy, Barratt und Arnold u. a. nehmen eine Aktivierung autolytischer Enzyme oder eine vermehrte Wirksamkeit derselben durch Radiumschädigung der den Stoffwechsel begünstigenden Enzyme an. Da die Enzymwirkung als eine fermentative angesehen wird, vermeidet die Enzymhypothese das von O. Hertwig gegen eine chemische Erklärung geäußerte Bedenken der „homöopathischen Dosis“. Die Begriffe mögen erklärt sein durch ein Zitat aus der Arbeit K. v. Korosys, der chemische Experimente über die Wirkung der Radiumstrahlen angestellt hat. „Die Fermentwirkung ist nach Ostwalds Definition eine Art der allgemeinen katalytischen Wirkung. Unter Katalyse verstehen wir unter gewissen Umständen stattfindende Beschleunigung der Geschwindigkeit eines chemischen Prozesses; Fermentwirkungen sind jene Spezialfälle der Katalyse, in welchen durch gewisse vom Lebewesen produzierte Agenzien (d. h. Enzyme; d. Vert.) die Beschleunigung verursacht wird. . . . Fermentwirkungen der Radiumstrahlen

sind also als strahlenkatalytische Beschleunigung solcher Prozesse aufzufassen, die durch Fermente katalysiert zu werden pflegen.“ v. Korosy u. a. schreiben den Radiumstrahlen ebenso wie ionisierende auch direkte katalytische Wirkungen ohne den Umweg über die Enzyme zu, was aber Neuberg auf Grund neuerer Versuche völlig in Abrede stellt.

Packard hat in dem umfangreichen theoretischen Teil seiner Arbeit den Versuch unternommen, die verschiedenen Eigentümlichkeiten der Radiumwirkung auf Grund der Enzymhypothese zu erklären. Die Latenz lässt sich ja ohne grosse Schwierigkeit durch die langsam wachsende Enzymwirkung erklären; wenn aber Packard, um seine Idee folgerichtig durchzuführen, angibt, dass Radiumwucherungen und Beschleunigung des Wachstums durch Radiumstrahlen durch Anregung (stimulation) synthetischer Prozesse, dagegen Zerstörung der Gewebe durch entgegengesetzte Prozesse zu erklären seien, so sagt dies, solange nicht exakte Tatsachen zum Beweise vorliegen, nicht viel mehr als die Stachowitzsche Begründung dieser Erscheinungen durch die verschieden starke Reizbarkeit der betreffenden Gewebe.

Neues Tatsachenmaterial vermag also vor allem für eine weitere Klärung der Theorien der Radiumwirkung zu sorgen. Es wird am besten nach der von O. und G. Hertwig, Packard u. a. angewandten Methode zu gewinnen sein, von der G. Hertwig in der Einleitung seiner Arbeit „Über das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei“ sagt, dass sie in einer Vereinigung des Experiments mit den altbewährten Forschungsmethoden der exakten Beobachtung, d. h. der feineren mikroskopischen Analyse der experimentellen Ergebnisse bestehe. Unter Benutzung dieser Methode hoffe auch ich in den folgenden Abschnitten einiges Tatsachenmaterial geliefert zu haben zur weiteren Klärung unserer theoretischen Anschauung der Radiumstrahlenwirkung auf den lebenden Organismus. Ich habe bei der Deutung meiner Ergebnisse mein Augenmerk besonders darauf gerichtet, wieweit sich die aus Versuchen an Fortpflanzungszellen gewonnene Chromatinhypothese zwanglos auf die Radiumschädigungen von Gewebezellen anwenden lässt, ferner ob der Charakter der nach Radiumstrahlen auftretenden Veränderungen primärer oder sekundärer Art ist.

II. Material und Methoden der Versuche.

Ich beobachtete die Wirkung der Radiumstrahlen an den Schwänzen der Larven von *Rana fusca* und *Amblystoma tigrinum* Green (= *Siredon pisciformis* Shaw). Zuerst untersuchte ich Larven von *Rana fusca*, die mir Herr Geheimrat Hertwig zur Verfügung stellte. Fünf davon waren an der Schwanzspitze den Radiumstrahlen ausgesetzt worden, die beiden übrigen waren normale Larven, die zur Kontrolle dienten. Als die Larven bestrahlt wurden, waren sie ungefähr 2—3 cm lang und es begannen sich bei ihnen schon die Hinterextremitäten in die einzelnen Abschnitte zu gliedern. Um die Tiere während der Bestrahlung unbeweglich zu machen, wurden sie in eine 0,01% Kokainlösung gebracht, bis sie auf Berührungsreiz nicht mehr reagierten, dies trat ungefähr nach fünf bis zehn Minuten ein. Dann wurden sie in reinem Wasser abgespült, in gerade gestreckter Lage auf eine dünne Glimmerplatte gelegt und mit wenigen Tropfen Wasser angefeuchtet. Die Glimmerplatte wurde nun in einer feuchten Kammer so auf der Radiumkapsel orientiert, dass nur das Schwanzende sich ungefähr in der Ausdehnung eines halben Zentimeters im Strahlenfelde befand. Zur Bestrahlung wurde entweder eine Kapsel mit 7,4 mg Radiumbromid oder eine zweite mit 55 mg Mesothorium benutzt. Die Versuchstiere blieben während der Bestrahlung völlig unbeweglich. Nach Beendigung des Versuchs wurden sie in grössere Gefässe mit frischem Wasser gebracht, wo sie sich allmählich von der durch das Kokain hervorgerufenen Starre und Unempfindlichkeit erholten. Bald begannen sie normal zu schwimmen und zu fressen und waren durch nichts mehr von normalen Tieren zu unterscheiden. Aus nachfolgender Tabelle ist zu ersehen, welches Präparat und welche Bestrahlungsdauer bei den verschiedenen Larven angewandt wurde, ferner der Tag der Abtötung und das Fixationsmittel. Die laufende Nummer bezieht sich auf die Nummer der Photogramme auf der Tafel, die den Sitzungsberichten der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften 1914 XXXIV beigegeben ist. Dort hat O. Hertwig einen vorläufigen Bericht über die soeben erwähnten Experimente sowie die makroskopischen Beobachtungen, die dabei gemacht wurden, erscheinen lassen mit dem Titel: Die Verwendung radioaktiver Substanzen zur Zerstörung lebender Gewebe.

Tabelle Versuchsreihe I.

Nr.	Präparat	Dauer der Bestrahlung	abgetötet nach	fixiert mit
4a	7,4 mg RaBr ₂	1 ³ / ₄ Stunden	7 Tagen	Pikrin-Sublimat Eisessig
5a	7,4 mg RaBr ₂	2 "	10 "	Chromkali-Sublimat-Eisessig nach Zenker
5b	55,0 mg Mesothorium	1 Stunde	10 "	
6b	55,0 mg Mesothorium	1 "	14 "	
6c	7,4 mg RaBr ₂	2 Stunden	14 "	

4b und 6a sind normale unbestrahlte Kontrollarven, die jedoch auch in derselben Weise kokainisiert und eine entsprechende Zeit in der feuchten Kammer aufbewahrt waren.

Zur Ergänzung dieser Experimente bestrahlte ich im Winter-Semester 1915/16 im Anatomisch-Biologischen Institut die Schwänze junger Axolotl (*Siredon pisciformis*). Die Tiere hatte ich aus Eiern aufgezogen, die mir in dankenswerter Weise Herr Dr. Heinrot, Kustos des Aquariums am Berliner Zoologischen Garten, zur Verfügung stellte.

Für die Versuchsreihe II wurden Axolotl von ungefähr 4 cm Länge benutzt, bei denen die vordere Extremität schon völlig entwickelt war und die hintere gerade hervorzuspinnen begann. Diese Tiere wurden mit einer 0,01% wässrigen Kokainlösung betäubt, alsdann auf ein Glimmerblättchen gelegt und reichlich mit Wasser befeuchtet. Nachdem unter dem Mikroskop die normale Beschaffenheit des Schwanzes festgestellt worden war, wurde die Schwanzspitze in der Ausdehnung von ungefähr 1 cm von unten durch die Glimmerplatte mit einem Präparat von 25 mg Mesothorium bestrahlt. Für die bereitwillige Überlassung des Präparats spreche ich Herrn Dr. Gudzent, Direktor des Instituts für Radiumforschung an der Universität Berlin, hierdurch meinen besten Dank aus. Das Präparat, das sonst zu therapeutischen Zwecken benutzt wurde, befand sich in einer 1 cm langen Silber- röhre mit 0,2 mm starker Wand und wurde bei der Anwendung in ein Bleifilter von 2 mm Wandstärke gesteckt, das einen ungefähr 1 cm langen, trapezförmigen Schlitz enthielt, so dass die Strahlen nur durch diesen Schlitz genau 1 cm der Spitze des Axolotlschwanzes treffen konnten. Die Strahlen mussten also, ehe sie den Axolotl-

schwanz trafen, durch 0,2 mm Silber, 4 mm Luft und eine dünne Glimmerplatte dringen, was für die Beurteilung der Ergebnisse dieser Versuchsreihe im Auge zu behalten ist. Um die Tiere dauernd feucht zu halten, fand die Bestrahlung in einer feuchten Kammer statt, sie dauerte $1\frac{1}{2}$ Stunden. Danach wurden die Tiere wieder kurz unter dem Mikroskop beobachtet und sofort in frisches Wasser gebracht, wo sie sich schnell erholten und bald wieder normal zu schwimmen und zu fressen angingen. Die Tiere wurden in verschiedenen Zeitabständen nach der Bestrahlung mit Pikrin-Sublimat-Eisessigmischung abgetötet und fixiert und zwar je eines sofort, nach $17\frac{1}{2}$ Stunden, 2, 3, 6, 10 und 15 Tagen. Zur Kontrolle wurden 2 Axolotl ebenso narkotisiert und dann $1\frac{1}{2}$ Stunden auf einer Glimmerplatte in die feuchte Kammer gestellt.

Tabelle Versuchsreihe III.

Nr.	Bestrahlungsdauer	abgetötet
1	50 Minuten	sofort
2	50 "	nach 1 Tag
3	50 "	" 5 Tagen
4	50 "	" 10 "
5	50 "	" 17 "
6	50 "	" 24 "
7	50 "	" 32 "
8	30 "	" 14 "
9	30 "	" 21 "
10	75 "	" 10 "
11	75 "	" 20 "
12	60 "	" 30 Minuten
13	60 "	" 3 Tagen
14	60 "	" 10 "
15	60 "	" 20 "
16	60 "	" 32 "

Da dieser Versuch wider Erwarten ausfiel (vergl. S. 17), bestrahlte ich 1 Monat später 5—6 cm lange Axolotl, bei denen sich auch die hintere Extremität schon deutlich gliederte, mit einem Mesothoriumpräparat von 50 mg, das sich in einer runden Messingkapsel befand und durch ein Glimmerblättchen nach aussen

abgeschlossen war (Versuchsreihe III). Auch für die Benutzung dieses Präparats, das der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften gehörte, will ich nicht verfehlen, Herrn Geheimrat Hertwig meinen Dank auszusprechen.

Es wurde teils die Spitze, teils die Mitte des Schwanzes in der Ausdehnung von $\frac{1}{2}$ bis 1 cm bestrahlt. Danach wurden die Versuchstiere, wie die der vorigen Versuchsreihe, jedes einzeln in ein besonderes Gefäss gebracht und täglich sorgfältig mit frischem Wasser und Futter (Daphnien) versehen. Die Bestrahlungszeiten und der Tag der Abtötung sind aus der folgenden Tabelle ersichtlich. Die Exemplare Nr. 1—11 sind an der Schwanzspitze, Nr. 12—16 an der Schwanzmitte bestrahlt.

Die Bestrahlung wurde in einer feuchten Kammer vorgenommen. Die Tiere, die durch 15 Minuten langes Verweilen in 0,02—0,03% Kokainlösung betäubt waren, wurden für die Bestrahlung ausgestreckt auf eine Glasplatte gelegt und stets mit Wasser benetzt gehalten. Da die Tiere schon ziemlich schwer waren, liess es sich trotz grösster Vorsicht nicht völlig vermeiden, dass ein Teil der die Glasplatte berührenden Cuticula mit daran haftenden Epithelzellen an dem Glase kleben blieb; doch wurde es wenigstens erreicht, dass die bestrahlten Stellen des Schwanzes vor dieser mechanischen Schädigung bewahrt blieben. Die Kapsel mit dem Mesothoriumpräparat wurde so über dem Schwanz auf einem Glasrahmen montiert, dass die wirksamen Strahlen ausser der Glimmerplatte der Kapsel nur einen ungefähr 2 mm starken Luftraum und das Wasserhäutchen, mit dem das Tier benetzt war, zu durchmessen hatten, ehe sie die Gewebe trafen, an denen ihre Wirkungen untersucht werden sollten. Als Abtötungs- und Fixierungsmittel wurde eine Pikrin-Sublimat-Eisessigmischung benutzt. Unmittelbar vor und nach der Bestrahlung wurden die betreffenden Stellen des Schwanzes einer kurzen mikroskopischen Besichtigung unterzogen.

Die Durchsichtigkeit der Gewebe des Schwanzes erlaubte die Zirkulation des Blutes in den Kapillaren und die Veränderung der Pigmentzellen deutlich am lebenden Objekt zu beobachten. Dieser Umstand liess die Benutzung der Amphibienlarven für die betreffenden Versuche günstig erscheinen, und ausserdem riet auch zur Benutzung von Frosch- und Axolotllarven, dass schon von den Eizellen und Embryonalstadien dieser Tiere genaue Versuche in grösserer Zahl vorlagen.

III. Übersicht über die makroskopisch und mikroskopisch beobachteten Veränderungen der bestrahlten Gewebe.

Versuchsreihe I.

Nach der Bestrahlung der Ranalarven ergab eine Besichtigung unter dem Mikroskop, dass das Blut in dem Netzwerk der Kapillargefäße noch normal zirkulierte. Nach 1—2 Tagen wurde dagegen ein Stillstand der Zirkulation in einigen Kapillaren beobachtet, die mit weissen und roten Blutkörperchen angefüllt waren, nur in den grösseren Gefässen des muskulösen Teils der Schwanzspitze war die Zirkulation noch im Gange. Nach Ablauf einiger Tagen begannen atrophische Veränderungen der bestrahlten Schwanzspitze. Zuerst begann der Flossensaum zu schrumpfen, während er in der unbestrahlten Region mit dem normalen Wachstum der Larve an Grösse zunahm. Nach zweistündiger Bestrahlung mit 7,4 mg RaBr_2 fand sich nach 10—14 Tagen (5 a und 6 c) nur noch ein feiner, kaum wahrnehmbarer Saum an dem Teil der Schwanzspitze, der das Ende des Rückenmarks, der Chorda und eine Anzahl von Muskelsegmenten enthält. O. Hertwig nimmt in der zitierten Akademieabhandlung (deren Darstellung ich hier folge) an, dass sich nur noch die Achsenorgane und wahrscheinlich auch nur in atrophischem Zustand erhalten haben. Bei den mit 25 mg Mesothorium bestrahlten Tieren soll sich die vollständige Atrophie auch auf das Ende des Rückenmarks, der Chorda und auf die letzten Muskelsegmente erstreckt haben. Hertwig sagt: „Alle diese Teile sind hier mit der gallertigen Flossenplatte allmählich eingeschmolzen worden.“

Durch genaue mikroskopische Untersuchung der bestrahlten Schwänze in Frontal-Schnittserien¹⁾ konnte ich diese Beobachtung in wesentlichen Punkten ergänzen. Die durchschnittlich $7,5\mu$ dicken Schnitte wurden mit Eisenalaun-Hämatoxylin und Pikrofuchsin oder mit Magentarot und Pikroindigkarmin gefärbt.

Die auffälligsten Erscheinungen, die das mikroskopische Bild der bestrahlten Schwänze bot, bestand in einer zottenartigen Hervorstülpung der Epidermis, die in später stärker geschädigten Stadien einer allgemeinen Verdickung der Epidermis Platz machte,

¹⁾ Unter Frontalebene ist entsprechend der menschlichen Anatomie die durch die Medianlinie und Perilateralachse bestimmte und die ihr parallelen Ebenen verstanden.

ferner fielen die stark erweiterten, mit Blutzellen voll gepropften Gefässe und der starke Austritt von Blutzellen in das Gallertgewebe sofort auf. Die Zellkerne zeigten in Versuchsreihe I nicht deutlich die einheitlichen Änderungen wie in den beiden andern Reihen, was erklärlich wird, wenn man beachtet, dass schon von den beiden Kontrollarven die eine mehrere Mitosen in der Epidermis enthielt, während bei der andern solche nur vereinzelt vorkamen. In den mit 55 mg Mesothorium bestrahlten Larven waren jedoch überall bald nach der Bestrahlung pyknotische Kernformen an Stelle der Mitosen zu sehen.

Im Gallertgewebe war ferner bei den stärker geschädigten Exemplaren eine wesentliche Schrumpfung und starke Ansammlung von Pigmentballen zu beobachten.

Die Chorda zeigte bei dem Exemplar 4a erst geringe Schädigungen, die sich jedoch bei den übrigen stärker bemerkbar machten, besonders durch zahlreiche pyknotische Kerne und schliesslich völlige Zerstörung des blasigen Zellgewebes und eine durch Schrumpfung hervorgerufene Faltung der Chordascheide.

Im Rückenmark zeigten jedoch auch bei den Objekten, die starke Degeneration und Schrumpfung der Chorda aufwiesen, die Kerne völlig normales Aussehen.

An der Muskulatur war nur bei der am stärksten geschädigten Larve 6b eine wesentliche Veränderung zu bemerken, die Muskelfibrillen waren hier auseinander getrieben, wahrscheinlich durch die allgemeine Schrumpfung, die Kerne des Sarkoplasma waren jedoch normal.

Die makroskopischen Befunde sind also nach einer allgemeinen mikroskopischen Übersicht dahin zu ergänzen, dass die Epidermis nicht geschwunden ist, sondern im Gegenteil Zottenbildung und Verdickung zeigt, dass das geschrumpfte Gallertgewebe mit Blutzellen infiltriert ist, die sich auch in den erweiterten Gefässen anstauen, endlich dass die Chorda wesentlich degenerativem Zerfall unterliegt, während Rückenmark und Muskulatur sich verhältnismässig wenig und wahrscheinlich nur sekundär im Laufe der allgemeinen Schrumpfung verändern.

Versuchsreihe II.

Die 4 cm langen Axolotl, die in der oben beschriebenen Weise 1½ Stunden lang mit einem Mesothoriumpräparat von

25 mg im Silberröhrchen bestrahlt wurden, zeigten danach unter dem Mikroskop weder an den Pigmentzellen noch in der Blutzirkulation irgend welche Veränderung. Auch nach 15 Tagen war mit blossem Auge und auch unter dem Mikroskop keine Abweichung vom normalen Aussehen zu bemerken. Dennoch wurde die ganze Reihe und zwei Kontrollen in 7—8 μ dicke Frontalschnitte zerlegt. Die mit Eisenalaun-Hämatoxylin gefärbten Schnitte zeigten im allgemeinen alle die gleiche normale Gewebestruktur. Doch ergab eine eingehende Untersuchung folgenden durchgreifenden Unterschied zwischen Kontrollen und bestrahlten Tieren:

In der Epidermis der äussersten Schwanzspitze der ersten Kontrolle fanden sich durchschnittlich drei bis vier Mitosen in jedem Schnitt, in dem von der betreffenden Epidermis umgebenen Gallertgewebe wurde ungefähr in jedem dritten Schnitt eine Mitose gezählt. Es wurden 56 Schnitte aus den verschiedensten Regionen des Schwanzes durchmustert. Die zweite Kontrolle zeigte auf 95 gemusterten Schnitten aus den verschiedensten Höhenregionen in der Epidermis durchschnittlich fünf Mitosen im Hinterende jedes Schnittes, im zugehörigen Gallertgewebe in jedem vierten bis fünften Schnitt eine.

Schon in dem sofort nach der Bestrahlung abgetöteten Exemplar war eine Abweichung in der Zahl und im Aussehen der Mitosen bemerkbar. Es wurden auf 55 Schnitten aus den verschiedensten Regionen des Schwanzes in demselben Raume wie bei den Kontrollen nur 59 Mitosen in der Epidermis und vier im Gallertgewebe gezählt, und diese Mitosen zeigten meist schon deutlich ein anormales Aussehen in der Form und Anordnung der Chromosomen, wie es im nächsten Hauptabschnitt genauer beschrieben und mit Abbildungen belegt werden soll. Die Schnitte des Exemplars, das 17½ Stunden nach der Bestrahlung abgetötet wurde, zeigten überhaupt keine Mitosen, statt ihrer wurden in der Epidermis und auch im Rückenmark homogen gefärbte kleine (sog. pyknotische) Kerne und Häufchen noch kleinerer, ebenso gefärbter Kugeln beobachtet. Durch Abwesenheit jeglicher Mitosen und Auftreten von pyknotischen Kernen und Kugelhäufchen waren ebenfalls die Schnitte der folgenden Exemplare ausgezeichnet. In den Schnitten des zuletzt, 15 Tage nach der Bestrahlung abgetöteten Exemplars, zeigten sich plötzlich neben pyknotischen Kernen auch wieder einige mehr oder minder normale Mitosen.

Versuchsreihe III.

Die Reihe III umfasste Axolotl von ungefähr 5—6 cm Länge, die mit 50 mg Mesothorium 30 bzw. 50, 60 oder 75 Minuten entweder an der Spitze oder an der Mitte des Schwanzes bestrahlt wurden (s. Tab. S. 13).

Durch eine kurze Besichtigung unter dem Mikroskop überzeugte ich mich jedesmal vor der Bestrahlung von dem normalen Verhalten der Gewebe, besonders der Pigmentzellen und der Blutzirkulation.

Die mikroskopische Besichtigung unmittelbar nach der Bestrahlung offenbarte eine starke Ausdehnung aller Pigmentzellen, die den Strahlen ausgesetzt waren. Schon nach halbstündiger Bestrahlung war diese Veränderung bemerkbar, nach Bestrahlung von 50 Minuten Dauer waren alle Pigmentzellen bedeutend vergrößert und ihre vorher stumpfen Fortsätze in fein verästelte, baumartige Gebilde umgewandelt. Abbildung 1 zeigt Pigmentzellen vor und Abbildung 2 nach 50 Minuten Bestrahlung. Es sind für die Abbildungen Pigmentzellen gewählt worden, die nicht Teilen der Haut angehören, welche die für Axolotl charakteristischen grossen, dunklen Flecken zeigen. Durch die Ausdehnung der Pigmentzellen wurde eine Verdunklung der Haut hervorgerufen, die schon für das blosse Auge sehr auffällig war und bei den an der Mitte des Schwanzes bestrahlten Exemplaren sich wie ein dunkles Band um den Schwanz legte. Nachdem die Tiere wieder in frisches Wasser gebracht worden waren, hielt die Verdunklung durch die bestrahlten Pigmentzellen noch ungefähr eine Stunde an, um dann schnell schwächer zu werden. Nach vier Stunden waren die den Radiumstrahlen ausgesetzten Pigmentzellen nicht mehr von normalen zu unterscheiden.

Die Blutzirkulation war nach der Bestrahlung unverändert, manchmal schien sie ein wenig beschleunigt.

Die Veränderungen des bestrahlten Schwanzteiles wurden nun täglich am lebenden Tiere mit der Lupe beobachtet. Aus meinen über jedes einzelne Tier geführten Tagebuchaufzeichnungen kann ich folgende allgemeine Ergebnisse der makroskopischen Beobachtung zusammenstellen: Schon nach zwei bis drei Tagen zeigten sich besonders an den in der Mitte des Schwanzes bestrahlten Exemplaren in der Höhe der Chorda einige blasenartige Vorstülpungen der Epidermis und zwar an der bestrahlten Seite.

Von diesen Blasen nahmen besonders eine oder zwei in den nächsten Tagen an Grösse zu, um jedoch fünf bis sechs Tage nach dem ersten Auftreten wieder völlig zu verschwinden. Statt dessen traten nun mehr und mehr eine schon früher von den Kanten dorsal und ventral beginnende Schrumpfung des Flossensaumes und eine seitliche Krümmung des Achsenstranges in Augenschein. Der allmählich schrumpfende Flossensaum nahm nach und nach wieder ein dunkleres Aussehen an, das durch das Verhalten der Pigmentzellen hervorgerufen wurde. Doch zeigte eine mikroskopische Besichtigung eines neun Tage nach der Bestrahlung kokainisierten Exemplars, dass die Verdunklung jetzt nicht auf einer Ausdehnung der einzelnen Pigmentzelle, sondern auf der Zusammendrängung der Pigmentzellen beruhte, veranlasst durch die allgemeine Schrumpfung.

Sowohl bei den an der Spitze wie den an der Mitte des Schwanzes bestrahlten Exemplaren machte sich ungefähr nach zehn Tage eine seitliche Krümmung des Achsenstranges (d. h. der Chorda und Muskulatur) bemerkbar. Diese Krümmung trat manchmal schon etwas früher, öfter auch erst nach zwei Wochen auf. Die konvexe Seite der Krümmung war stets (9 Fälle) nach der Seite gewandt, von der aus die Radiumstrahlen eingewirkt hatten (über die Deutung dieser Verhältnisse s. S. 32).

Die Schrumpfungserscheinungen waren streng auf die bestrahlte Zone beschränkt, bei ihrem weiteren Fortschreiten nahm das Gewebe ein opakes Aussehen an, dann fand auch als Folge der Schrumpfung eine Stockung des Blutkreislaufes statt. Diese Hemmung war dann wohl wieder der Grund dafür, dass auch der hinter der bestrahlten Zone liegende Gewebeteil bei den an der Schwanzmitte bestrahlten Exemplaren zu degenerieren begann. Diese Degeneration führte bei einem Exemplar (Nr. 13) zum Abbrechen des Schwanzes an der bestrahlten Stelle.

Von der Serie III wurden nur die 50 Minuten an der Schwanzspitze bestrahlten Exemplare und zwei Kontrollen in 7,5—10 μ dicke Frontal-Schnitte zerlegt und nach Färbung mit Eisenalaun-Hämatoxylin und Pikrofuchsin der mikroskopischen Untersuchung unterworfen. Diese ergab im allgemeinen folgende fortschreitende Veränderungen nach der Bestrahlung:

Das unmittelbar nach der Bestrahlung abgetötete Exemplar sah genau wie die Tiere der Reihe II scheinbar ganz normal aus

in der Struktur seiner Gewebe. Doch lehrte eine genaue Untersuchung der besonders in der Epidermis vorhandenen Mitosen, dass deren Chromosomen immer anormal verdickt und angeschwollen sowie miteinander verklebt waren (s. Abbildung im histolog. Teil). Chorda und Muskulatur sahen völlig normal aus. Mitosen wurden in diesen beiden Geweben nicht beobachtet. Die Mitosen des Rückenmarks zeigten sich überall ähnlich verändert wie die der Epidermis, ebenso schienen die wenigen Mitosen des sonst normalen Gallertgewebes beeinflusst zu sein. Die Blutgefässe waren meist leer oder doch nur mit wenig Erythrozyten erfüllt.

Einen Tag nach der Bestrahlung zeigten sich in allen Geweben, besonders in Epidermis, Rückenmark und Intervertebralknorpelanlagen an Stelle der Mitosen piknotische Kerne, deren Aussehen im nächsten Hauptabschnitt näher beschrieben wird. Dasselbe war bei dem fünf Tage nach der Bestrahlung abgetöteten Exemplar zu beobachten, wo sich besonders auch in der Chorda die piknotischen Kerne vermehrt hatten. Ausserdem war die Epidermis nunmehr verdickt und mehrfach mit Falten und Ausbuchtungen versehen. Das Gallertgewebe selbst wies noch keine stärkeren Veränderungen auf, doch waren ausser den typischen Gallertzellen rundliche Zellen vorhanden ohne Plasmafortsätze, mit feinvakuoligem Protoplasma und häufig „scheinbar“ mehreren Kernen (vgl. S. 24). Ich deute diese Zellen als Leukozyten. Die Blutgefässe waren schon am ersten Tage nach der Bestrahlung mit Erythrozyten angefüllt.

Im weiteren Verlauf (nach 10 und 17 Tagen) war immer eine starke Verdickung mit mehr oder minder feinen Vorbuchtungen an der Epidermis zu beobachten, auch lösten sich einige Epidermiszellen los. Ausser den schon erwähnten Leukozyten wurden im hintersten Teil des Gallertgewebes auch Erythrozyten ausserhalb der Blutgefässe bemerkt, letztere selbst waren stark gefüllt und etwas erweitert. Ausser den erwähnten Veränderungen fanden sich am 10. Tage und später im Gallertgewebe nicht selten rundliche Zellen in normaler Mitose. Normale Mitosen traten auch am 10. und besonders am 17. Tage wieder neben vielen pyknotischen Kernen im Ependym und besonders in der Fibrillenschicht des Rückenmarks auf. Am 32. Tage fanden sich auch in der Epidermis wieder Mitosen, ausserdem aber auch viele pyknotische, meist von Pigment umgebene Kerne. Die Schädigung der

Chorda erstreckte sich am 17. und 24. Tage auch schon auf ein völliges Verschwinden des blasigen Zellgewebes, so dass zwischen den Chordascheiden nur noch Reste der Zellwände und pyknotische Kerne vorhanden waren. Jedoch waren diese Verhältnisse teilweise etwas unklar, weil schon eine normale Verdrängung der Chorda durch Wirbelanlagen und Intervertebralknorpel einsetzte.

Die Muskulatur wies am 24. und 32. Tage ein etwas verändertes Aussehen auf durch ein Auseinanderweichen der Fibrillen, deren Querstreifung aber noch deutlich erhalten war.

IV. Cytologische und histologische Ergebnisse.

Im folgenden werden die Veränderungen, welche die Radiumstrahlen an Zellen und Geweben hervorgerufen haben, gemeinsam dargestellt. Die in den drei Versuchsreihen gleichartigen Veränderungen sollen immer vorangestellt und dann die Unterschiede besprochen werden.

1. Epidermis und Cutis.

In den drei Versuchsreihen kommt die Wirkung der Radiumstrahlen auf die Epidermis besonders in zwei Punkten zum Ausdruck: erstens in einer Vernichtung der normalen Mitosen und zweitens in einer allmählichen Zottenbildung bzw. allgemeinen Verdickung. In der Epidermis aller Kontroll Exemplare finden sich, zum Teil sogar recht zahlreich, Kerne in den verschiedensten Stufen der mitotischen Teilung. Die Chromosomen erscheinen bei Färbung mit Eisenalaun-Hämatoxylin scharf differenziert (Abb. 3). Dagegen sind die Mitosen der sofort nach der Bestrahlung abgetöteten Exemplare schon stark verändert. In Reihe II (Abb. 4) und Reihe III (Abb. 5) sind in keiner Mitose der bestrahlten Epidermis mehr die Chromosomen deutlich getrennt, sie haben teilweise Verdickungen gebildet und sind zu unregelmässigen Gebilden verschmolzen. Nach 17 bzw. 24 Stunden sind in der bestrahlten Epidermis überhaupt keine Mitosen mehr wahrzunehmen, statt dessen treten pyknotische Kerne (Abb. 8) und Häufchen kleiner Chromatinkugeln (Abb. 6, 7, 13) auf. Ich nehme an, dass die ersteren aus der Stufe der Pro- und Telophase der Mitose, letztere aus Monastern und Diastern, also deutlich ausgebildeten Chromosomen, hervorgegangen sind. Diese Kernformen finden sich in allen weiteren Exemplaren der drei Versuchsreihen.

Nur in den längere Zeit nach der Bestrahlung abgetöteten Tieren (II 15. Tag, III 6, 7, I 6b, 6c) finden sich auch wieder neben pyknotischen Kernen normale Mitosen oder doch wenigstens solche, die denen der Abbildungen 4 und 5 ähnlich sind. Das Protoplasma der sich mitotisch teilenden Zellen zeigt ein abweichendes feinvakuoliges Aussehen (Abb. 3). Ebenso sieht auch das die pyknotischen Kerne umgebende Protoplasma in den wenige Tage nach der Bestrahlung abgetöteten Tieren aus, später schwindet es jedoch nach und nach, so dass die Chromatinkugeln in einer Höhlung der Epidermis liegen (Abb. 8).

Eine Schwierigkeit erfährt die Beobachtung der pyknotischen Kernformen besonders in der Reihe I dadurch, dass auch in und zwischen den Epidermiszellen zu kugelförmigen Ballen vereinigte Pigmentkörnchen vorkommen, die manchmal mit den gefärbten pyknotischen Kernen leicht zu verwechseln sind. Die Färbung mit Magentarot lässt jedoch den Unterschied zwischen Chromatin- und Pigmentkugeln deutlicher hervortreten, und an ungefärbt eingeschlossenen Präparaten sind die hier natürlich farblosen Chromatinkugeln auch durch etwas abweichende Lichtbrechung kenntlich. Besonders wichtig erweist sich die Beobachtung ungefärbter Schnitte bei III, sie lehrt, dass den ausser den normalen Mitosen vorkommenden Pigmentballen in der Epidermis fast stets pyknotische Kerne eingelagert sind, die bei Färbung mit Hämatoxylin schwer von dem umgebenden Pigment zu unterscheiden sind.

Chondriokonten werden sowohl in der Epidermis der Rana-larven als der Axolotl beobachtet, in letzteren häufig als zierliche Netze in den sogenannten Leydig'schen Zellen. Ein Einfluss der Radiumstrahlen auf diese alloplasmatischen Zellbestandteile ist nicht festgestellt worden.

Zellen mit Protoplasma von dem erwähnten feinvakuoligen Bau brauchen nicht immer Mitosen oder pyknotische Kerne zu enthalten. Es werden auch in Versuchsreihe I und III (besonders I 6b, 6c, 5a, III 6, 7) Zellen mit derartigem Protoplasma beobachtet, welche eine starke Volumenvergrößerung erfahren haben und zwei bis mehrere normale Kerne enthalten (Abb. 11). Über die Entstehung dieser nicht sehr häufig vorkommenden Zellen habe ich nichts Sicheres ermitteln können. Eine vielleicht zu Grunde liegende amitotische Kernteilung ist deshalb schwer nachweisbar,

weil auch gewöhnliche Kerne in bestrahlter und unbestrahlter Epidermis nicht selten tiefe kerbartige Einschnitte aufweisen.

Das zweite Hauptkennzeichen der bestrahlten Epidermis, die Verdickung und Zottenbildung, ist nur in den Versuchsreihen I und III zu beobachten. Die Epidermis der Kontrollen ist in Reihe I einschichtiges Plattenepithel (Abb. 9), in Reihe III zweibis dreischichtiges Epithel. Sie ist mit einer feinen Cuticula von alveolärer Struktur bedeckt und liegt einer faserigen Cutis-lamelle auf, der noch keine Zellen eingelagert sind. In Versuchsreihe III ist vom fünften Tage nach der Bestrahlung an eine Vermehrung der Zellschichten eingetreten, so dass nunmehr vier bis sechs und mehr Lagen von Zellen übereinander liegen mit sehr viel Chromatin- und Pigmentkugeln darin und dazwischen (Abb. 13, Pigment weggelassen). Über diese allgemeine Verdickung erheben sich noch besondere grössere und kleinere Vorbuchtungen, diese sind am stärksten auf den Frontalschnitten, auf denen auch die Chorda getroffen ist.

Ein ganz ähnliches Aussehen zeigt die Epidermis in den stärker geschädigten Exemplaren der Reihe I (5 b, 6 b). Dagegen zeigen die mit schwächeren Dosen bestrahlten Exemplare dieser Reihe (4 b, 5 a) nur eine geringe Verdickung, dafür aber eine extreme Ausbildung von Zotten und Zöttchen. Die Zöttchen bestehen in 4 b meist nur aus einer einzelnen Zelle oder auch nur aus einem Zellfortsatz, der gewöhnlich feine Pigmentkörnchen enthält. Diese Epidermis enthält — was besonders betont werden muss — fast nur gewöhnliche Kerne. Die alveoläre Cuticula ist auch an den Zotten trotz der Vergrößerung der äusseren Oberfläche gut erhalten (Abb. 10). Es scheint mir dies für die Auffassung Studničkas zu sprechen, der die alveoläre Cuticula nur als exoplasmatisches, nicht aber alloplasmatisches Gebilde auffasst.

In der Epidermis von 5 b und 6 b, die — wie gesagt — im allgemeinen stärker verdickt ist, treten ausser pyknotischen Kernformen auch im Schnitt siegelringförmige Kerne auf, d. h. Kerne, deren Chromatin nur als feiner Belag der Kernmembran erhalten geblieben ist, wie es in besonders auffälliger Weise Abb. 11 zeigt.

Eine besondere Schädigung der Sinnesorgane der Seitenlinie in der Haut der Axolotl lässt sich nicht beobachten, durch die Schrumpfung werden sie natürlich oft wesentlich deformiert.

Die Cutis zeigt sich auf den Frontalschnitten, auch der Exemplare mit stark veränderter Epidermis, meist ziemlich eben oder doch im Verhältnis zur Zottenbildung der Epidermis nur wenig gewellt, dagegen weist sie auf den Querschnitten von 6c eine stärkere Faltung auf.

Einen Deutungsversuch für die beschriebenen Veränderungen in der bestrahlten Epidermis gebe ich nach der Besprechung der anderen Gewebe im V. Abschnitt dieser Arbeit.

2. Gallertgewebe, Blut und Gefässe.

Der grösste Teil der Schwänze wird vom Gallertgewebe eingenommen, das gegen die Epidermis durch die Cutislamelle abgegrenzt ist. Es besteht aus vereinzelt Zellen, die nach allen Seiten Protoplasmafortsätze aussenden. Im Gallertgewebe befinden sich die Blutgefässe und die Hauptmenge der Pigmentzellen, welche innen der Cutis und aussen den Gefässen und dem Rückenmark aufgelagert sind. Die Pigmentzellen liegen bei dem Exemplar der Versuchsreihe III, das sofort nach der Bestrahlung abgetötet worden ist, flach ausgedehnt der Cutis an. Bei den später abgetöteten erscheinen sie mehr klumpig und bilden schliesslich in Form von grösseren Ballen den hauptsächlichlichen Inhalt des geschrumpften Gallertgewebes.

Die Schrumpfung äussert sich in ihrem weiteren Verlaufe durch Verwirrung und Verklebung der Protoplasmafortsätze. Wenn die Schrumpfung sehr stark geworden ist (III 5 — 7, I 6b), finden sich im Gallertgewebe zahlreiche rote und weisse Blutkörperchen, die aus den Gefässen ausgetreten und zum Teil schon in Zerfall begriffen sind. Die noch erhaltenen Gefässe sind dicht gefüllt mit Blutkörperchen und häufig auf das Fünf- bis Sechsfache ihres ursprünglichen Volumens erweitert (Abb. 14). Jedoch schon lange vor diesem allgemeinen Austritt von Blutzellen sind im Gallertgewebe Leukozyten nachzuweisen. Sie haben im Gegensatz zu den Gallertzellen ein feinvakuoliges Plasma ohne Fortsätze und den charakteristischen, mehrfach eingeschnürten und gewundenen Kern, der häufig eine Mehrkernigkeit vortäuscht (Abb. 15). Ausser den Leukozyten finden sich in dem veränderten Gallertgewebe der Froschlarven im Schnitt kreisrunde Elemente ohne Kern, von immer gleicher Grösse und äusserst feinem retikulären Bau (Abb. 14). Auf Grund einiger beobachteter Übergangsformen

glaube ich sie als das abgekugelte Stroma von Erythrozyten, deren Kern ausgetreten ist, deuten zu dürfen.

Die Kontrollen zeigen auch einige Zellen des Gallertgewebes in mitotischer Teilung. Sofort nach der Bestrahlung werden auch im Gallertgewebe der drei Versuchsreihen die Mitosen vermisst. Doch finden sich in Versuchsreihe II und III schon wenige Tage später im Gallertgewebe wieder Mitosen mit völlig normalen Chromosomen, zu einer Zeit also, wo in sämtlichen andern Geweben die Mitosen fehlen und durch pyknotische und ähnliche Kernformen vertreten werden. Ich vermag diese Eigentümlichkeit nur in der Weise zu deuten, dass diese Mitosen von erst nachträglich eingedrungenen Leukozyten herrühren, deren Fähigkeit zu mitotischer Teilung ich durch das Vorkommen von Mitosen innerhalb der Gefässe für erwiesen halte. Für diese Deutung spricht auch die Tatsache, dass sie abgekugelt sind und keine Protoplasmafortsätze besitzen. Da sich aber auch in mitotischer Teilung befindliche Gallertzellen etwas abzukugeln pflegen, dürfte, allein auf Grund der Beobachtung, hier keine sichere Entscheidung zu treffen sein (vgl. Abschnitt V, S. 28).

3. Chorda und Wirbelanlagen.

Die Chorda der Exemplare aus Versuchsreihe II zeigt ein normales Aussehen. Mitosen werden weder bei bestrahlten Tieren noch bei den Kontrollen beobachtet, doch finden sich in der Chorda der bestrahlten Schwänze hier und da pyknotische Kernformen. Ganz bedeutend ist dagegen die Veränderung der Chorda durch die Bestrahlung in Versuchsreihe I und III. In den Kontrollen zu Versuchsreihe III zeigt die Spitze der Chorda noch ziemlich kompakte Zellen, die erst allmählich kranialwärts in das typische blasige Chordagewebe übergehen. Mitosen sind hier sehr selten, können jedoch in einigen Fällen sicher nachgewiesen werden.

Die Chorda ist von einer skeletogenen Schicht und Anlagen der Intervertebralknorpel umgeben; beide Gewebe zeigen häufig schön ausgebildete Mitosen auf den verschiedensten Stufen.

In den Kontrollen der Versuchsreihe I reicht das blasige Gewebe bis in die äusserste Spitze der Chorda, Mitosen sind nicht nachweisbar. In den Exemplaren I 4b, III 1, 2, 3, 4 macht sich die Wirkung der Radiumstrahlen auf die Chorda eben-

so wie in Reihe II nur durch das Auftreten pyknotischer Kerne bemerkbar. Eine für die bestrahlte Chorda charakteristische Form stellen die zu perlenschnurähnlichen Gebilden aufgelösten Kerne dar (Abb. 16 und 17). Der Eindruck einer Perlenschnur wird natürlich nur auf Schnitten hervorgerufen, in Wirklichkeit entspricht ihnen eine blasige Chordazelle, deren Wände dicht mit feinsten Chromatinkügelchen oder Tröpfchen bedeckt sind.

In Versuchsreihe I und III tritt zu diesen Kernveränderungen bald auch noch eine starke Schrumpfung und anschliessende vollständige Zerstörung der blasigen Zellen. Die Schrumpfung beginnt an der Spitze (Abb. 17). Sie erreicht schnell einen hohen Grad, so dass in I 6b, III 5—7 im bestrahlten Teil eigentlich nur noch die Chordascheide erhalten bleibt, die in ihrem Innern nur Klumpen von pyknotischen Kernen und Reste der blasigen Zellen und des Chordaepithels birgt. Die Chordascheiden selbst scheinen direkt nicht verändert zu werden. Doch nähern sie sich durch die Schrumpfung einander und falten sich ein wenig. Hierbei auftretende Zerrungen lassen den faserigen Bau der inneren Chordascheide häufig viel deutlicher als an der normalen Chorda erkennbar werden.

Auf die in der Anlage des Intervertebralknorpels und der skeletogenen Schicht vorkommenden Mitosen wirken die Radiumstrahlen mit derselben Schnelligkeit wie auf die Mitosen in der Epidermis. Schon die Mitosen in dem sofort nach der Bestrahlung abgetöteten Exemplar (III 1) zeigen deutliche Veränderungen durch die Neigung der Chromosomen, zu verkleben und sich abzukugeln. Bei allen weiteren Exemplaren der Reihe III finden sich im Intervertebralknorpel und der skeletogenen Schicht stets für die Mitosen pyknotische Kernformen vor.

4. Rückenmark und Spinalganglien.

Die Kontrollen der Versuchsreihen II und III zeigen im Rückenmark Mitosen, bei denen häufig die Zentrosomen als mit Hämatoxylin dunkel gefärbte Punkte und die Spindelfasern deutlich zu erkennen sind. In Versuchsreihe I sind weder im Rückenmark noch in den Spinalganglien Mitosen zu finden; bei den bestrahlten Exemplaren dieser Versuchsreihe sind denn auch in diesen Organen keine pyknotischen Kerne vorhanden. Selbst dort, wo in Reihe I auch die Chorda die stärksten Schädigungen auf-

weist (6 b, 6 c, 5 b), sind die Zellen des Rückenmarks und der Ganglien scheinbar unverändert oder doch nur durch die allgemeine Schrumpfung indirekt beeinflusst.

Dagegen weisen in Versuchsreihe III die hier im Rückenmark vorhandenen Mitosen zum Teil sofort nach der Bestrahlung eine gewisse Veränderung auf. Centriole und Spindelfasern sind bei ihnen noch gut sichtbar, doch beginnen die Chromosomen ihre Deutlichkeit zu verlieren. Nach fünf Tagen sind indessen überhaupt keine Mitosen mehr vorhanden, dafür kommen im Rückenmark und den Spinalganglien zahlreiche pyknotische Kerne vor, die häufig in Einbuchtungen normaler Kerne liegen, ferner Chromatinkugelhäufchen und auch hin und wieder siegelringförmige Kerne (Abb. 18). Letztere finden sich ausser in der Epidermis einiger Exemplare der Versuchsreihe I nur hier im Rückenmark der Versuchsreihe III. Am 10. Tage nach der Bestrahlung sind aber unter den Kernen der Fibrillenschicht des Rückenmarks auch schon wieder solche, die deutlich das Stadium mitotischer Teilung aufweisen. Zwar sind die Chromosomen noch teilweise undeutlich, doch treten auch hier, besonders aber im Rückenmark der später abgetöteten neben pyknotischen und siegelringförmigen Kernen auch Mitosen mit deutlichen Chromosomen auf.

Die gewöhnlichen Kerne des Rückenmarks ebenso wie die grossen Zellen der Spinalganglien und die Neurofibrillen lassen nirgends eine deutliche Beeinflussung durch die Radiumstrahlen erkennen, nur dass vielleicht auf der Stufe sehr starker allgemeiner Schrumpfung eine Verschiebung der Zellen und Wellung der Nervenfibrillen stattfindet. Doch ist auch noch in dem Gewirr von veränderten Gallertzellen, angestauten Blutkörperchen und Pigmentballen das Rückenmark als deutlich strangförmiges Organ mit Zellen und Fibrillenschicht zu erkennen.

5. Muskulatur.

Die Muskelfasern, die in den untersuchten Schwänzen in Myomeren gelagert sind, und das sie umgebende Sarkoplasma sind von allen bestrahlten Geweben am wenigsten der verändernden Einwirkung der Radiumstrahlen unterworfen. Die Kerne des Sarkoplasma besitzen in Versuchsreihe I eine ovale Form ohne die Einkerbungen, wie sie besonders Epidermiszellkerne häufig zeigen, in Reihe III eine langgestreckte, flache Form ebenfalls

ohne Einkerbungen. In keiner Reihe wurde einer von ihnen im Stadium der Mitose angetroffen, was nach der Arbeit von A. W. Franz (Arch. f. mikroskop. Anat. 1915) über die Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern als normaler Zustand anzusehen ist. Bei den bestrahlten Exemplaren sind, wenige zweifelhafte Fälle abgerechnet, niemals pyknotische Kerne vorhanden. Die Muskelfibrillen weisen auch selbst in Fällen sehr starker allgemeiner Veränderung (z. B. III 7) immer noch deutlich die Querstreifung auf, jedoch weichen unter dem Einfluss der allgemeinen Schrumpfung die einzelnen Fibrillen besonders in der Mitte des Bündels auseinander, während sie an ihren Enden in der plasmatischen Bildungsschicht in der ursprünglichen Lage aneinander haften bleiben.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse, Deutungsversuch und Vergleich mit den Ergebnissen und Hypothesen anderer Autoren.

Als eine der Hauptwirkungen der Radiumstrahlen auf die lebende Zelle ergibt sich aus meinen Versuchen wie denen vieler Autoren, die im historischen Überblick erwähnt sind, die Verwandlung von Kernen im Zustand der Mitose in pyknotische Kernformen. Bei meinen Versuchen macht sich diese Wirkung sofort nach der Bestrahlung geltend durch eine Verdickung und Verklebung der Chromosomen und führt schon nach wenigen Stunden zu einer völligen Ersetzung der normalerweise vorhandenen Mitosen durch pyknotische Kernformen. Auf dieses Fehlen der Latenzperiode bei der Einwirkung der Radiumstrahlen auf die mitotische Teilung ist meines Wissens bei experimentell-histologischen Untersuchungen bisher nicht hingewiesen worden. Ich glaube mich ferner zu der Annahme berechtigt, dass im allgemeinen nur Mitosen oder Kerne, die vom Stadium der Mitose nicht weit entfernt sind, durch die Radiumstrahlen, und zwar wie gleich gezeigt werden soll, vornehmlich die γ -Strahlen, in pyknotische Kernformen übergeführt werden, während sogenannte ruhende Kerne verhältnismässig widerstandsfähig sind. Es sprechen für diese Annahme folgende Tatsachen: Beim Auftreten der pyknotischen Kerne nach der Bestrahlung sind die Mitosen sämtlich verschwunden, dagegen normale ruhende Kerne in derselben Menge wie vorher vorhanden. Ferner treten unter den Kernen des Muskelsarko-

plasmas und in Versuchsreihe I auch im Rückenmark, wo die Kontrollen keine Mitosen aufweisen, im bestrahlten Gewebe keine pyknotischen Kerne auf. Schliesslich lässt sich noch für eine grosse Widerstandskraft der ruhenden Kerne geltend machen, dass nach einer gewissen, für die einzelnen Gewebe verschiedenen langen Zeit nach der Bestrahlung wieder Mitosen auftreten, was sich nur so deuten lässt, dass sich nun alle Kerne, die sich zur Zeit der Bestrahlung in Mitose oder in Vorbereitung dazu befanden, in pyknotische Kernformen verwandelt haben, dass dagegen die neu in das Stadium der mitotischen Teilung eintretenden Kerne wieder die Fähigkeit zur Bildung und normalen Anordnung der Chromosomen besitzen, obwohl inzwischen häufig starke anderweitige Veränderungen der Gewebe eingetreten sind.

Der Angriffspunkt der γ -Strahlen bei der Veränderung des Chromatins dürfte also bei meinen Versuchen vorwiegend ein während der Mitose auftretender Zustand, vielleicht ein Enzym sein. Damit braucht natürlich nicht gesagt zu sein, dass unter andern Bedingungen nicht auch ruhende Kerne durch Radiumstrahlen wesentlich verändert werden können. Jedoch ist zu berücksichtigen, dass die ruhenden Kerne jüngerer Embryonen sich bei den Experimenten wahrscheinlich häufig in der — wenn auch noch nicht sichtbaren — Vorbereitung zur Mitose befunden haben.

Was das Auftreten von siegelringförmigen Kernen an einzelnen Stellen der bestrahlten Epidermis in Versuchsreihe I und des Rückenmarks in Versuchsreihe III betrifft, so möchte ich ihre Entstehung (falls sie auf dieselbe Wirkung der γ -Strahlen, die zur Entstehung der pyknotischen Kerne geführt hat, zurückgeführt werden soll) derartig deuten, dass es sich hier um Kerne in beginnender Vorbereitung zur Mitose handelt, bei denen die Kernmembran noch nicht aufgelöst worden ist. Ich halte es aber für wahrscheinlicher, dass die siegelringförmigen Kerne nur indirekt der Radiumwirkung, direkt aber den Vorgängen der Schrumpfung und damit zusammenhängenden Erscheinungen ihre Entstehung verdanken. Für letztere Ansicht spricht das vornehmliche Auftreten von zahlreichen siegelringförmigen Kernen dicht beieinander in stark abgeschnürten Falten der Epidermis (Abb. 11).

Zu der Annahme, dass die soeben noch einmal betrachteten Veränderungen des in Mitose befindlichen Kerns im Gegensatz zu den übrigen Gewebeveränderungen besonders durch die stark

durchdringenden γ -Strahlen hervorgerufen werden, veranlasst mich besonders das Ergebnis meiner Versuchsreihe II.* Hier treten nur Chromatinveränderungen auf, während alle übrigen Erscheinungen wie die der Schrumpfung und ihrer Folgen unterbleiben. Ich kann dies nur durch die Unwirksammachung der β -Strahlen durch die Filter (0,2 mm Silber + 4 mm Luft + Glimmerplatte) erklären. Im gewissen Sinne wird meine Ansicht auch durch die neueste Arbeit Packards (1915) unterstützt. Packard hat bei einigen Versuchen die β -Strahlen eliminiert und durch die reinen γ -Strahlen nur eine Beeinflussung der Mitosen, allerdings im Sinne einer geringen Beschleunigung der Zellteilung, beobachtet, während die sonst wahrnehmbaren Veränderungen des Protoplasmas unterbleiben.

Der Umstand, dass die pyknotischen Kerne nicht selten einige Zeit nach der Bestrahlung mit Pigmentkörnchen und -ballen zusammen auftreten, hat mich zu einer hypothetischen Betrachtung veranlasst, die ich trotz ihrer unsicheren Grundlagen hier wiedergeben möchte. An ungefärbten Präparaten sind Pigmentkörnchen und Chromatinkügelchen immer deutlich zu unterscheiden (s. S. 22), es ergibt sich dabei (besonders deutlich III 7) die Tatsache, dass längere Zeit nach der Bestrahlung die pyknotischen Kerne von Pigment häufig reichlich umgeben sind. Es ist ja nun möglich, dass sich das Pigment in den Hohlräumen der Epidermis, die sich um pyknotische Kerne nicht selten zu bilden pflegen (s. Abb. 8 und 11), angesammelt hat. Doch muss auch die Möglichkeit erwogen werden, dass hier ein direkter Übergang von Kernsubstanz in Pigment stattfindet. Es ist auch von Rosenstadt (1897)¹⁾ u. a. eine normale Einwirkung des Kerns auf die Pigmentbildung angegeben worden. In meinen Versuchen wäre dann diese Pigmentbildung durch die Wirkung der Radiumstrahlen begünstigt worden. Das Ganze müsste als ein Desoxydationsprozess des Chromatins in das sehr kohlenstoffreiche²⁾ Pigment angesehen werden. Dass derartige Reduktionsprozesse durch die Radiumstrahlen bewirkt werden, dafür sprechen die Versuche von M. Zuelzer und Willcock, die unabhängig voneinander entdeckten, dass chlorophyllhaltige Organismen wie

¹⁾ Zitiert von W. Krause im Handb. der Entwicklungslehre der Wirbeltiere, 2. Bd., 1. Teil, S. 309.

²⁾ An derselben Stelle erwähnt.

Paramecium bursaria, *Euglena* und *Hydra viridis* sich widerstandsfähiger verhalten als ähnliche Protozoen und Hydren ohne Chlorophyll, weil sie in ihrem bei der Assimilation Sauerstoff abgebenden Chlorophyll eine Ausgleichsquelle gegen die reduzierende Wirkung der Radiumstrahlen besitzen.

Bei der auffallend starken Schädigung des Chordagewebes durch die Radiumstrahlen in Versuchsreihe I und III reicht es schon nicht mehr aus, diese nur durch die Vermittlung zerstörter Mitosen, die ja in der Chorda der untersuchten Kontrollen recht selten sind, zu erklären. Es kommt hierfür wohl die Wirkung der β -Strahlen in Betracht, die sich in der Gallerte des Gallertgewebes und in dem zelligen Bindegewebe der Chorda durch die Auslösung einer starken Schrumpfung geltend macht. Bei der Chorda der Tiere aus Versuchsreihe III kann man die Verstärkung antolytischer Enzyme durch die Radiumstrahlen annehmen, da es sich hier um ein Gewebe handelt, das normalerweise schon in dem betreffenden Stadium durch die Anlage des stark wuchernden Intervertebralknorpels und der Wirbelanlagen rückgebildet wird.

Der Schrumpfung des Gallertgewebes steht die Zottenbildung und Verdickung der Epidermis gegenüber, wobei man zum Teil erstere als Ursache der Epidermisveränderung betrachten muss. Es würde sich also um eine Pseudometaplasie eines Epithels handeln, wie Herxheimer¹⁾ eine „Formveränderung von Epithelzellen“ nennt, „die durch äussere mechanische Momente hervorgerufen werden, während an der spezifisch grundlegenden Struktur der Zelle nichts geändert wird.“

Doch widerspricht solcher Auffassung der Epidermisveränderung nur als reiner Pseudometaplasie, ausgelöst durch Schrumpfung des darunter liegenden Gallertgewebes. der Umstand, dass die Cutis auf den Frontalschnitten fast ganz eben und auf den Querschnitten auch nicht in dem Maße gefaltet erscheint, wie die Oberfläche der Epidermis. Es wird also wahrscheinlich auch noch eine direkte Wirkung der β -Strahlen auf die Epidermiszellen zur Zottenbildung und Verdickung beitragen. Eine solche „Veränderung der spezifisch grundlegenden Struktur der Zelle“ ist besonders augenscheinlich in den grossen mehrkernigen Zellen mit vakuoligem Protoplasma (Abb. 12) gegeben, auch scheinen die übrigen Zellen

¹⁾ Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere, herausgegeben von E. Schwalbe, 3. Teil, 10. Lieferung, Anhang, 2. Kap.

in den Zotten und Vorbuchtungen besonders der Versuchsreihe I etwas an Volumen und gleichzeitig besonders an Durchsichtigkeit zugenommen zu haben, was auf einen Zustand stärkerer Quellung schliessen lässt. Auch Packard beschreibt (1915), dass die β -Strahlen eine Vergrösserung der Quellbarkeit (water holding power) des Protoplasmas bewirken. Ob zwischen der Schrumpfung des Gallertgewebes und der Verdickung (Aufquellung) der Epidermis noch ein anderer kausaler Zusammenhang (etwa in einer Veränderung der Permeabilität der Cutislamelle bestehend) vorhanden ist, lässt sich auf Grund der histologischen Untersuchung nicht sagen. Unter diesem Gesichtspunkte würde eine besonders starke Aufquellung der dem Mesothoriumpräparat zugewandten Epidermisseite die (S. 19) beschriebene Krümmung des Schwanzes voraussetzen, da deren konvexe Seite dem Präparat zugewandt ist.

Jedenfalls ist eins aber ganz sicher, nämlich dass die Verdickung und Zottenbildung nicht durch eine Wucherung hervorgerufen wird, die auf mitotischer oder amitotischer Zellteilung beruht. Zwar erweckt das histologische Bild zuerst durchaus den Eindruck einer Wucherung, wie sie ja auch von Guyot u. a. in der bestrahlten Epidermis von Säugetieren beobachtet worden ist. Doch zeigt eine genaue Analyse deutlich, dass ja sofort nach der Bestrahlung die mitotische Zellteilung aussetzt, und auf amitotische Teilung (besser Segmentierung) können allenfalls die beschriebenen mehrkernigen grossen Zellen (Abb. 12) zurückgeführt werden, doch liegt ja hier nur eine Kern- nicht aber Zellteilung vor. Im übrigen kommen noch selten langgestreckte Zellen vor, die an amitotische Teilungsvorgänge erinnern, sich aber auch in der Epidermis der Kontrollen finden und die in der Amphibienepidermis häufig beschriebenen Wanderkerne sind. Auf ähnlichen Vorgängen wie den eben gekennzeichneten dürften auch die von O. Levy als Framboisia beschriebenen Epidermisveränderungen junger, radiumbestrahlter Froschlarven, sowie die von Stachowitz beobachteten gleichen Erscheinungen beruhen.

Eine andere sehr auffällige, bisher noch nicht beschriebene Wirkung der Radiumstrahlen, wahrscheinlich besonders der β -Strahlen, habe ich (Versuchsreihe III) in dem Reiz, den sie auf die Pigmentzellen ausüben, gefunden. Diese verteilen sich unter dem Einfluss der Radiumstrahlen nach kurzer Zeit in feinverästelte Fortsätze (Abb. 1 und 2). Es liegt hierin ein deutliches Beispiel

von Radiotropismus oder besser, da eine bestimmte Reizrichtung fehlt, eine durch Radiumstrahlen ausgelöste Nastie¹⁾ der Pigmentzellen, die später wieder vorerst in ihren normalen Zustand zurückkehren, mithin nicht sofort durch die nastische Bewegung geschädigt werden. Radiotropismus pflanzlicher Keimlinge ist von Molisch nachgewiesen worden; Becquerel d. J. nimmt an, dass es sich hier nicht um direkten Radiotropismus, sondern um eine Wirkung des Lumineszenzlichtes auf die in voller Dunkelheit gezogenen Keimpflanzen handelt. Eine Wirkung des sehr schwachen Lumineszenzlichtes ist bei der von mir beobachteten Radionastie der Pigmentzellen ausgeschlossen, da die bestrahlte Stelle des Tieres durch die Mesothoriumkapsel verdunkelt wird, während der übrige Teil des Tieres dem diffusen Tageslicht ausgesetzt ist. Dass die Verdunkelung nicht etwa Anlass gibt für die Ausdehnung der Pigmentzellen, ist durch einen Kontrollversuch nachgewiesen worden. Es dürfte somit die Radionastie der Pigmentzellen, wahrscheinlich besonders als Wirkung der β -Strahlen, erwiesen sein.

Was nun die elektive Wirkung der β - und γ -Strahlen betrifft, so muss ich mich auf Grund von Tatsachenmaterial und theoretischen Betrachtungen gegen die Anschauung von Stachowitz wenden, der eine spezifische Empfindlichkeit einiger Gewebesysteme, insbesondere des Nervensystems gegen Radiumstrahlen, annimmt. Seiner Feststellung, dass sowohl aus radiumbestrahlten Ei- und Samenzellen gezüchtete Embryonen, als auch direkt bestrahlte junge Embryonen von *Rana fusca* die gleichen Schädigungen des Nervensystems aufweisen, habe ich die Tatsache entgegenzustellen, dass ältere Larven von *Rana fusca* eine gegen andere Gewebe geringe Veränderung des Nervensystems durch Radiumstrahlen aufweisen. Dagegen zeigt die Chorda, die auf Grund von Bestrahlungsexperimenten an jungen Larven von *Rana fusca* und *Siredon pisciformis* als ein sehr dauerhaftes Gewebe geschildert wird (O. Levy, Stachowitz) starke Veränderung nach Bestrahlung in meinen Versuchen. Es

¹⁾ Im Gegensatz zu den tropistischen und taktischen Reizbewegungen, bei denen die Richtung des Reizes in einer ganz bestimmten Beziehung zur Richtung der Bewegung steht, handelt es sich bei den nastischen Bewegungen um Reaktionen, die entweder durch überhaupt nicht bestimmt gerichtete, also durch diffuse Reize veranlasst werden, oder bei denen doch eine eventuelle Reizrichtung ohne Einfluss ist. (Strassburger: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 11. Auflage, S. 274.)

ist also sicher, dass ein Organ in den verschiedenen Stufen seiner Ausbildung eine verschiedene Empfindlichkeit gegen Radiumstrahlen besitzt; und ich nehme mit O. Levy an, dass der Grad der Empfindlichkeit, soweit die Wirkung der γ -Strahlen in Betracht kommt, von dem Grad der Selbstassimilation des betreffenden Gewebes oder Organs bestimmt wird, dieser zeigt sich histologisch besonders durch die Zahl der zu beobachtenden Mitosen. Nur glaube ich im Gegensatz zu O. Levy, dass ein Organ mit starker Selbstassimilation zwar durch einmalige Bestrahlung sofort stark beeinflusst wird, sich aber auch am schnellsten wieder erholt, so lange die ruhenden Kerne nicht auch schon gelitten haben (vgl. Wiederauftreten von Mitosen in bestrahlten Geweben, S. 29).

Eine primäre Schädigung der Blutgefäße, wie sie von Guyot, Danysc. in einigen Fällen auch O. Levy angegeben wird, habe ich nicht bemerken können. Die bei meinen Versuchen auftretenden Blutstauungen sind immer erst eine sekundäre, durch Schrumpfung des Gallertgewebes ausgelöste Erscheinung. —

Obwohl meine Versuche nicht systematisch nach dieser Richtung hin angestellt worden sind, kann ich doch unter Berücksichtigung der Ergebnisse anderer Autoren, besonders O. und G. Hertwigs, O. Levys und Packards und der in der Radiumtherapie jetzt häufig Anwendung findenden Abfilterung der β -Strahlen behaupten, dass meine Versuche ebenfalls eine Stütze bilden für folgende Theorie:

Die γ -Strahlen des Radiums und Mesothoriums verändern (unter Umständen sofort ohne jede Latenz) stark die normale Struktur der Kerne in mitotischer Teilung oder nicht weit vor bzw. nach der Teilung, die β -Strahlen dagegen üben auf das lebende Gewebe einen Reiz aus, der sich z. B. in der Radionastie der Pigmentzellen, in der Veränderung der Quellbarkeit von Protoplasma und Gallerte und damit zusammenhängenden Schrumpfungsercheinungen kund tut. Durch Zusammenwirkung von β - und γ -Strahlen entstehen die recht verwickelten, zum Teil sekundären Erscheinungen, die von den verschiedenen Autoren beschrieben worden sind. Es tragen zu der Verwicklung natürlich auch noch sehr stark bei die Beschaffenheit und der physiologische Zustand, besonders der Grad der Selbstassimilation der benutzten Versuchsobjekte.

Literaturverzeichnis.

- Albers-Schönberg: Über eine bisher unbekannte Wirkung der Röntgenstrahlen auf den Organismus der Tiere. Münch. med. Wochenschrift 1903, S. 1859.
- Aubertin et Beaujard: Actions des rayons X sur le sang et la moelle osseuse. Arch. de med. expér., T. 20, 1908.
- Aubertin et Delamare: Action du radium sur le sang. Soc. biol., T. 64, 1908.
- Bardeen: Variations in susceptibility of amphibian ova to the X-rays at different stages of development. Anat. Record, Vol. 3, 1909.
- Derselbe: Susceptibility of amphibian ova to X-rays. Americ. Journ. of Anat., Vol. 12, 1911.
- Barlow and Bonney: The influence of Radio-Activity on the division of animal cells. Arch. of the Middlessex Hospital, Vol. 15, 1909.
- Barratt and Arnold: Cell changes in the testis due to X-rays. Arch. f. Zellforsch., Bd. 7, 1911.
- Bergonié et Tribondeau: Action des rayons X sur le testicule du rat blanc. Soc. biol., T. II, 1904, S. 400, 592.
- Dieselben: Action des rayons X sur les spermatozoides de l'homme. Ebenda, S. 595.
- Dieselben: Etude expérimentale de l'action des rayons X sur les globules rouges du sang. Soc. biol., T. 65, 1908.
- Bohn: I. Influence des rayons du radium sur les animaux en voie croissance. II. Influence des rayons du radium sur les œufs vierges et fécondés et sur les premiers stades du développement. Compt. rend. de l'Acad. des sciences, T. 136, 1903.
- Danyse: De l'action pathogène des rayons et des émanations émis par le radium sur différents tissus et différents organismes. Compt. rend. de l'Acad. des sciences, T. 136, 1903, p. 461.
- Ecker-Gaupp: Anatomie des Frosches. 3. Abteilung, S. 480 ff.
- Fabre: Action du radium sur les organismes végétaux. Soc. biol., T. 70, 1911.
- Frieben: Hodenveränderungen bei Tieren nach Röntgenbestrahlungen. Münch. med. Wochenschr. 1903, S. 2295.
- Guilleminot: Effets des rayons X sur le cellule végétal. Journ. de Physiol. et de la Path. gén. 1908.
- Derselbe: Absorption des rayons X par les tissus. Arch. d'Electr. med., T. 17, 1909.
- Guyot: Die Wirkung des Radiums auf die Gewebe. Centrabl. f. Path., Bd. 20, 1909.
- Handbuch der Radiumbiologie und Therapie. Herausgegeben von Lazarus. Berlin 1913. Mit Literaturverzeichnis von über 1000 Nummern.
- Harvey: On the pathological effects of Röntgen rays on animal tissues. Journ. of Path. and Bacter., Vol. 12, 1908.
- Hasebroek: Über die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf die Entwicklung von *Plusia moneta*. Fortschr. der Röntgenstr., Bd. 12, 1908.

- Haecker und Lebedinsky: Über die beschleunigende Wirkung geringer Strahlendosierungen auf tierische Eier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85, 1914.
- Heinicke: Über die Einwirkung der Röntgenstrahlen auf Tiere. Münch. med. Wochenschr. 1903, S. 2090.
- Derselbe: Über die biologische Wirkung der Radiumstrahlen, insbesondere über die Strahlenbehandlung bei bösartigen Geschwülsten. Naturw. Wochenschr., Jena, Bd. 29, 1914.
- Henri et Mayer: Action des radiations du radium sur les colloïdes, l'hémoglobine, des ferments et des globules rouges. Compt. rend. de l'Acad. des sciences, T. 138, 1904, p. 521.
- G. Hertwig: Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911.
- Derselbe: Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins beim Seeigeli. Ebenda, Bd. 79, 1912.
- Derselbe: Parthenogenese bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Ebenda, Bd. 81, 1913.
- O. Hertwig: Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. 1. und 2. Teil. Bonn 1911 und Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911.
- Derselbe: Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Ebenda, Bd. 82, 1913.
- Derselbe: Die Verwendung radioaktiver Substanzen zur Zerstörung lebender Gewebe. Sitzungsbericht d. Preuss. Akad. d. Wiss., 34, 1914.
- P. Hertwig: Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderungen in den Kernteilungsfiguren der Eier von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911.
- Dieselbe: Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. Ebenda, Bd. 81, 1913.
- Dieselbe: Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von halbkernigen Triton- und Fischembryonen. Ebenda, Bd. 87, 1916.
- Koernicke: Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Bd. 23, 1905.
- Derselbe: Weitere Untersuchungen über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Pflanzen. Ebenda.
- Derselbe: Über die Wirkung verschieden starker Röntgenstrahlen auf Keimung und Wachstum bei den höheren Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 16, 1915.
- v. Korosy: Radioaktivität und Fermententwicklung. Arch. f. Physiologie, Bd. 137, 1911.
- O. Levy: Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluss der Radiumstrahlen auf embryonale und regenerative Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 21, 1906.
- London: Das Radium in der Biologie und Medizin. Leipzig 1911.
- Maurer: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
- Molisch: Das Radium und die Pflanze. Vortr. d. Vereins z. Verbr. naturw. Kenntnisse in Wien. 53. Jahrg. 1913 (daselbst die andern Arbeiten Molischs zitiert).

- Öbersteiner: Die Wirkung der Radiumbestrahlung auf das Nervensystem. Wiener klin. Wochenschr. 1904.
- Oppermann: Die Entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung mit radiumbestrahlten Samenfäden. 1. u. 2. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 83, 1913.
- Packard: The effect of radium radiations on the fertilization of Nereis. Journ. of Exper. Zool., Vol. 16, 1914.
- Derselbe: The effect of the beta and gamma rays of radium on protoplasm. Journ. of Exper. Zool., Vol. 19, 1915.
- Perthes: Einfluss der Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Zellteilung. Deutsche med. Wochenschr., Bd. 30, 1904.
- Phisalix: Influence de radiation du radium sur le toxicité de venin de vipère. Compt. rend. de l'Acad. des sciences, T. 138, 1904, p. 526.
- Regaud et Dubrenil: Actions des rayons de Röntgen sur le testicule de lapin. Soc. biol., T. 63, 1907, p. 647, 726.
- Seldin: Über die Wirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen auf innere Organe und den Gesamtorganismus der Tiere. Diss., Königsberg 1904.
- Schaper: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der Radiumstrahlen und der Radiumemanation auf embryonale und regenerative Vorgänge. Anat. Anz., Bd. 25, 1904.
- Salomonson et Dreyer: Recherches sur les effets physiologiques du radium. Compt. rend. de l'Acad. des sciences, T. 138, 1904.
- Schwarz, G.: Über die Wirkung der Radiumstrahlen; eine physiologisch-chemische Studie am Hühnerci. Arch. f. Physiol., Bd. 100, 1903.
- Stachowitz: Veränderungen in der Entwicklung von Amphibienembryonen, die auf dem Stadium der Medullarplatte mit Radium bestrahlt wurden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85, 1914.
- Studnička: Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte, Bd. 39, 1909.
- Thies, Wirkung der Radiumstrahlen auf verschiedene Gewebe und Organe. Mitteil. aus d. Grenzgeb. d. Med. und Chir. 1905.
- Van Tur: Sur l'influence des rayons du radium sur le développement de la rousette Scyllium canicula. Arch. de Zool. expér. et gén., T. 5, 1906.
- Derselbe: Sur le développement des œufs de Scyllium exposés à l'action du radium. Compt. rend. de l'assoc. des anat., T. 13, 1911.
- Derselbe: Experiences sur l'action du radium sur le développement de Pholas candula. Soc. biol., T. 70, 1911.
- Werner: Zur Kenntnis und Verwertung der Rolle Lecithin bei der biologischen Wirkung der Radium- und Röntgenstrahlen. Deutsche med. Wochenschr. 1905, 1. Hälfte, S. 61.
- Derselbe: Zur lokalen Sensibilisierung und Immunisierung der Gewebe gegen die Wirkung der Radiumstrahlen. Ebenda 1905, 2. Hälfte, S. 1111.
- Willcock: The action of the rays from radium upon some simple formes of animal life. Journ. Phys., Cambridge, Vol. 30, 1904, S. 449.
- Wohlgemut: Zur Kenntnis von der physiologischen Wirkung des Radiums. Berl. klin. Wochenschr. 1904, S. 704.
- Zuelzer: Über die Einwirkung der Radiumstrahlen auf Protozoen. Arch. f. Protistenk., Bd. 5, 1905.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

1. Reihe III: unbestrahtes Pigment des Schwanzes, vergr. ungefähr 50 \times .
2. Reihe III: Pigment des Schwanzes nach $1\frac{1}{2}$ —1 Stunde Bestrahlung, vergr. ungefähr 50 \times .
3. Reihe II: Mitose in der Epidermis einer Kontrollarve, vergr. 690 \times .
4. Reihe II: Mitose in der Epidermis sofort nach $1\frac{1}{2}$ stündiger Bestrahlung, vergr. 546 \times .
5. Reihe III: Mitose in der Epidermis sofort nach 50 Minuten Bestrahlung, vergr. 546 \times .
6. Reihe II: Mitose in der Epidermis $17\frac{1}{2}$ Stunden nach 50 Minuten Bestrahlung, vergr. 546 \times .
7. Reihe III: Mitose in der Epidermis 5 Tage nach 50 Minuten Bestrahlung, vergr. 546 \times .
8. Reihe III: Mitose in der Epidermis 1 Tag nach 50 Minuten Bestrahlung, vergr. 546 \times .
9. Reihe I: Epidermis einer Kontrollarve, vergr. 690 \times .
10. Reihe I: Epidermis 7 Tage nach $1\frac{3}{4}$ stündiger Bestrahlung mit 7,4 mg RaBr₂, vergr. 690 \times .
11. Reihe I: Epidermis 10 Tage nach 1 stündiger Bestrahlung mit 55 mg Mesothorium, vergr. 690 \times .
12. Reihe I: Epidermis 14 Tage nach 1 stündiger Bestrahlung mit 55 mg Mesothorium, vergr. 690 \times .
13. Reihe III: Verhältnismässig wenig verdickte Stelle der Epidermis 32 Tage nach 50 Minuten Bestrahlung, vergr. 690 \times .
14. Reihe I: Erweitertes Gefäss und Umgebung 10 Tage nach 1 stündiger Bestrahlung mit 55 mg Mesothorium, vergr. 546 \times .
15. Reihe III: Gallertgewebezelle und Leukozyt im Gallertgewebe nach Bestrahlung, vergr. 546 \times .
16. Reihe III: Zelle aus der Chorda 24 Tage nach 50 Minuten Bestrahlung, vergr. 290 \times .
17. Reihe I: Ende der Chorda 10 Tage nach 1 stündiger Bestrahlung mit 55 mg Mesothorium, vergr. 146 \times .
18. Reihe III: Kerne des Rückenmarks 32 Tage nach 50 Minuten Bestrahlung mit 50 mg Mesothorium, vergr. 546 \times .

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Lemberg unter der Leitung
von Prof. Dr. Joseph Nusbaum-Hilarowicz.

Über Plasmastrukturen in Sinnesorganen und Drüsenzellen des Axolotls.

Von

Dr. Cecylia Beigel-Klaffen,

2. Assistentin am Zoologischen Institut der Universität Lemberg.

Hierzu Tafel II und III.

In meiner im Jahre 1913 erschienenen Arbeit über die Regeneration des Geruchsorgans bei Cypriniden (1. 1913) beschrieb ich den in sämtlichen Zellen der Riechschleimhaut von *Tinca vulgaris* auftretenden Golgi-Kopsch'schen Apparat. Zugleich beschrieb ich diese Zellstruktur in demselben Organ beim älteren Axolotl. Da ich jedoch über kein embryologisches Material verfügte, musste ich damals auf das eingehendere Studium dieser Struktur verzichten.

Da nun im Frühjahr des Jahres 1914 im hiesigen Zoologischen Institut eine Axolotlkultur glückte, verwandte ich das Material zum Studium der Hautsinnesknospen und der Leydig'schen Zellen, sowie auch der vielzelligen Drüsen, ferner der Sinnesepithelien der Riechschleimhaut und *Maculae acusticae*, indem mich ausser dem Golgi-Kopsch'schen Apparate das Entstehen der von Kolmer (15. 1910) in sämtlichen Stützzellen der Sinnesorgane konstatierten „Stützfibrillen“ beschäftigte. Zum Studium der Zellstrukturen wurden folgende Konservierungs- und Färbungsmethoden angewendet, und zwar für:

1. Kontrollbilder: Carnoy's Lösung mit nachfolgender Färbung mit Hämatoxylin nach Heidenhain oder Delafield; — Sublimat, Tinktion nach Biondi-Heidenhain;
2. Mitochondrien: Flemmings starkes Gemisch. Tinktion nach Benda, — Champys Gemisch (4. 1911) (Kalibichromat - Chrom - Osmiumsäure), Tinktion nach Kullis (16. 1913) Modifikation der Altmann'schen Methode oder Hämatoxylin nach Heidenhain; — Kopsch's Kali-

bichromat-Formol-Methode, Eisenhämatoxylin: — Sublimat-Osmiumsäure (3:4), Tinktion: Hämatoxylin nach Heidenhain, meistens nach Bleichung in Kalihypermanganicum und Oxalsäure;

3. Golgi-Kopsch'schen Apparat: Cajals Silberreduktions-Methode (ohne Vorfixierung, modifizierte I. Methode 1903), — Cajal-Golgis Arsennitrat-Methode, — Kopsch's Osmiumsäure-Methode (2% Osmiumsäure durch 10—12 Tage bei 25° C), Kopsch-Weigl (32, 1912): Sublimat + Osmiumsäure (3:1) 3—5 Stunden, Wässerung, nachher Kopsch;

4. Stützfibrillen: Kolmers Gemisch (Kalibichromat 10%, 4 Teile, Formol 4% 2 Teile, Eisessig 1 Teil), Tinktion nach Heidenhains Hämatoxylin oder Molybdänhämatoxylin.

I. Genese der Stützfibrillen in Hautsinnesknospen, Riechepithel und Maculae acusticae.

Die Befunde bezüglich des allgemeinen Baues der Sinnesknospen und ihrer Hauptkomponenten beim geschlechtsreifen Axolotl sind in vollem Einklange mit den Schilderungen dieser Organe, die Bugnion (2, 1873), Merkel (22, 1880), Malbranc (20, 1876) und Kolmer (15, 1910) geliefert haben. Auch im Auftreten und der Verteilung der sog. Stützfibrillen kann ich der von Kolmer gegebenen Schilderung vollkommen beipflichten. Zum Nachweis dieser Strukturen bediente ich mich zwar des Kolmerschen Verfahrens, aber auch die Fixierung in Sublimat-Osmium ergab besonders schöne Resultate, indem die Schrumpfung der Zellelemente fast ganz ausblieb, und die Bilder auch an der Zellperipherie sehr distinkt hervortraten. In Fig. 1, die einen Längsschnitt durch eine Sinnesknospe aus der Kopfreion eines etwa ein Jahr alten Axolotls darstellt, ist die starke Ausbildung der Stützfibrillen wahrzunehmen, und zwar in den äussersten, zwiebelschalenförmig angeordneten Elementen „nur einzelne, längsverlaufende, sehr ungleich die Farbe festhaltende Fäserchen“, wie Kolmer schildert. Mehr gegen die Mitte finden wir ein Gewirre der wellig verlaufenden Fäden, die den ganzen plasmatischen Teil der Stützzellen ausfüllen und bis zu ihrer freien, äusseren Oberfläche sich erstrecken. — Die flaschenförmigen,

kurzen, zentralen Sinneszellen (sekundäre Sinneszellen) zeigen, wie auch Kolmer bemerkt, die Fibrillen nur andeutungsweise. Das Plasma dieser Zellen ist bedeutend dunkler und dichter als dasjenige der Stützzellen. Der grosse, meist runde Kern der Sinneszelle tingiert sich sehr intensiv, „oberhalb und unterhalb desselben finden sich mit grosser Konstanz eine Anzahl grober Granulationen, die sich mit Hämatoxylin intensiv färben“. In unserer Abbildung sind die genannten Granulationen ausserordentlich prägnant, sie liegen besonders zahlreich unterhalb mancher Zellkerne, hier gleichsam eine Perlenschnur bildend, in unmittelbarer Nähe des Kernes, oder man sieht sie vereinzelt in einem kleinen Abstand vom Kern. In bezug auf die Herkunft dieser dicken Granulationen können Präparate, die nach den verschiedensten Methoden behandelt wurden, Aufschluss geben. So bemerkt man an Sublimatpräparaten, die mit Ehrlich-Biondischer Lösung tingiert worden sind, wie überhaupt nach Tinktionen, die den Nukleolus vom Kernchromatin unterscheiden lassen, dass in den Sinneszellen — besonders in sehr jungen Sinnesknospen — eine Fragmentierung des Nukleolus in dicke Schollen stets vorkommt. Nun kann man aber Bilder wahrnehmen, die eine Abschnürung kleiner Nukleolus-Fragmente sehr wahrscheinlich machen. Die Fig. 2 ist einem Präparate entnommen, das in Carnoy's Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhämatoxylin tingiert wurde; es kommen hier die kleinen lokalen Erhebungen am Kerne zum Vorschein, in welche sich die Nukleoluskörnchen einlagern. Dasselbe ist auch in Fig. 3 zu sehen, die eine Sinnesknospe eines 6—8 mm langen Axolotls, die nach der Altmannschen Methode behandelt wurde, darstellt. Auch sind oft am unteren oder oberen Pole der Sinneszellenkerne ein oder mehrere fingerförmige, kurze Fortsätze vorhanden, sogar bei ganz tadelloser Fixierung der Zellelemente, so in Fig. 1 in den an der Peripherie gelegenen Sinneszellen. Diese Fortsätze und Einkerbungen sind vielleicht als Schrumpfungen der Stellen des geringeren Widerstandes in der Kernmembran nach erfolgter Abschnürung der Nukleolen-Fragmente zu deuten.

Es liegen die oben erwähnten dicken Granula oft so eng dem Kerne an, dass man sich der Folgerung, sie wären mit den ausgestossenen Nukleolus-Fragmenten identisch, nicht verschliessen kann, wenn auch bisweilen das Rot der ausserhalb des

Kernes liegenden Granulationen bei manchen Tingierungen ein leuchtenderes und helleres ist, als dasjenige der Nukleolarkörnchen im Kerne, was entweder in einer spezifischen Differenzierung der Granulationen, oder bloss in der veränderten histo-chemischen Einwirkung der Umgebung seinen Grund hat.

In sehr jungen Knospen, die bloss aus 2—3 Sinneszellen und einer geringen Zahl von Stützzellen bestehen, sind diese Granulationen in bedeutend grösserer Zahl unterhalb und oberhalb des Kernes vorhanden. Auch sind sie in diesem Stadium sehr klein (Fig. 2), und da wir sie in etwas älteren (Fig. 3) Sinnesknospen in viel geringerer Zahl, aber stärkerer Grösse vorfinden, ist ein Zusammenfliessen der kleinen Körnchen zu endgültig am unteren Kernpol funktionierenden anzunehmen, und zwar im Zusammenhange mit einer ähnlichen Verwertung der oberhalb des Kernes gelegenen Granulationen. Dies bezieht sich nämlich auf die äussere, freie Oberfläche der Sinneszellen. Bei geschlechtsreifen Exemplaren hat Kolmer an der Oberfläche weder Sinnesstifte, noch andere entsprechende Bildungen gesehen. Von jüngeren Tieren, bei welchen die Knospe in einem Grübchen liegt, sagt Kolmer: „es tragen alle Sinneszellen kleine Kappen, unterhalb derer das Protoplasma der Zelle am dunkelsten gefärbt ist. Auf dieser Kappe, die durch Kittleisten mit den Stützzellenköpfen, wie in einer Membrana reticularis verbunden ist, steht der Sinnesstift, ein feiner Faden, der in die Zelle hineinzieht Zwischen den Sinnesstiften bemerkt man eine strukturlose, nur mit den Stützzellen zusammenhängende Masse, die schon von verschiedenen Autoren erwähnte, von anderen Seiten wieder bestrittene Kupula.“ Die oberflächliche Kappe ist in der von Kolmer beigelegten Figur sehr schwach tingiert, nur ihre Umrisse sind sichtbar, was die Folge der von ihm angewandten Methode ist, da nach Fixierung in Sublimat-Osmium, Flemmings oder Champys Flüssigkeit der periphere Teil der Sinnesknospe sich intensiv färbt und alle Details recht deutlich erkennen lässt. Carnoys Mischung wirkt ähnlich der Kolmerschen; der verhältnismässig grosse Zusatz von Essigsäure wirkt destruirend auf die gleichen Elemente.

In Fig. 1 sind am distalen Ende der Sinneszellen durch Eisenhämatoxylin stark tingierte Bildungen zu sehen, die der Kappe entsprechen. Wir glauben diese Bildung ihrer Form nach

als eine Scheibe (Diskus) auffassen zu dürfen, ähnlich der Kopfplatte der Haarzellen in den *Maculae acusticae*; nur sind die Bildungen in den Hautsinnesknospen bedeutend dicker. Der unmittelbare Zusammenhang des Sinnesstiftes mit dem in der Zelle vorhandenen, oft unmittelbar bis zur Scheibe sich ziehenden zarten Faden ist schwer zu konstatieren. Schneider (29, 1908), der auch in den Stützzellen der Salamanderlarve Stützfibrillen gesehen hat, sieht am basalen Teile des Sinnesstabes einen ihn umfassenden Ring, dessen Bedeutung für ihn unklar ist. Wenn also der Lage nach dieser Ring der Scheibe entspricht — so fehlt in ihr das weite Lumen, um sie als Ring ansehen zu können. An unseren Präparaten war stets ein deutlicher Sinnesstift zu sehen; die ihn umgebende strukturlose Hülle hatte die Form eines Konus. Jede Sinneszelle besitzt einen Konus, der mit der sog. Kupula identisch ist. Kittleisten sind stets zu beobachten.

In sehr jungen Knospen von 6—8 mm langen Axolotl-embryonen findet man schon diese Kappen oder Scheiben als knopfartige Verdickungen am äussersten Zellende ausgebildet. In bezug auf Tingierung verhalten sie sich vollkommen analog den unterhalb und oberhalb des Kernes sich befindenden, bereits besprochenen, kleinen Granulationen. Man gewahrt oft an solchen jungen Knospen eine Ansammlung der kleinen Körnchen, dicht am kaum angelegten Diskus, ihm unmittelbar anliegend, wo sie auch zur Bildung dieser Scheibe verbraucht werden. Nur sehr wenige erhalten sich noch in erwachsenen Sinnesorganen.

In Fig. 1 sind aber auch die feinen, in Ketten geordneten Mitochondrien der Sinnesknospe zu sehen, und zwar in einer für die reife Knospe typischen Weise. Sowohl Stütz- als Sinneszellen enthalten kurze Granulaketten (Chondriomiten) oder auch ganz vereinzelte im Plasma zerstreute Chondriosomen. In den Sinneszellen befinden sich die Chondriomiten in grösserer Zahl und dichter Anordnung, was die Ursache der intensiveren Tinktion des Plasmas dieser Zellen ist; in den Stützzellen liegen spärliche Granulaketten zwischen den Fibrillenzügen. Man bemerkt weiter, dass die Granulationen der Sinnesknospe feiner sind als diejenigen der umgebenden indifferenten Epithelzellen. Ganz anderen Verhältnissen begegnen wir in sehr jungen Knospen, die nach einer der eingangs zitierten Mitochondrien-Methoden behandelt wurden. In Fig. 4 ist eine Sinnesknospe eines etwa 6 mm langen Axolotls

abgebildet, in welcher die embryonale Ausbildung des Chondrioms zum Vorschein kommt. In den flaschenförmigen Sinneszellen ziehen dichte Reihen von Chondriomiten distal vom Kerne bis zur knopfartigen Verdickung der Scheibe, auch unterhalb des Kernes sind Chondriosomen vorhanden: in den die Sinneszellen umgebenden Stützzellen ziehen ebensolche Granulaketten von ausserordentlicher Länge, an der äussersten Zellperipherie beginnend, bisweilen bis an das basale Ende der Zelle reichend. An der Zellperipherie liegen die Chondriomiten einander parallel, in den tieferen Plasmapartien ist ihr Verlauf kein regelmässiger, sie kreuzen einander und bilden Schleifen. Das hier angewandte Verfahren lässt auch die, obgleich in sehr geringer Zahl, dennoch schon vorhandenen Stützfibrillen zum Vorschein kommen: sie liegen nämlich zwischen den Chondriomiten als sehr feine, teils glatte, teils granuliert Fäden. Deutlicher ist ihr Auftreten in Fig. 3 zu sehen. Auch hier sind die Fäden an der äussersten Zellperipherie einander parallel, durchsetzen mit ihren Zügen die Zelle ihrer ganzen Länge nach. Im basalen Teile sind sie meistens schon einheitlich und glatt, im distalen, peripheren Teile ist ihr granulärer Bau noch deutlich. Die Zahl der Chondriomitenketten ist bedeutend vermindert, und es ist evident, dass die Lage, Form und Anordnung dieser ersten Stützfibrillen vollkommen derjenigen der bereits geschilderten, ausserordentlich langen Chondriomiten entspricht. Die Feststellung der Tatsache, dass die Chondriomiten zum Aufbau der sog. Stützfibrillen verbraucht werden, ist insofern erleichtert, als der Vergleich reiferer Sinnesknospen mit sehr jungen, aus einer geringeren Zahl von Zellen bestehender Knospen sichere Anhaltspunkte bietet.

So müssen wir feststellen, dass das Auftreten von Stützfibrillen, deren basale Teile glatt, deren periphere dagegen granuliert sind, eine von den Fixierungsflüssigkeiten unabhängige Erscheinung ist, da wir dies nach den verschiedensten Mitochondrienverfahren stets beobachtet haben, und zwar dort, wo sich die Fibrillen erst differenzierten. Also in jungen Knospen liegen die granulierten Fäden in Stützzellen, die unmittelbar den flaschenförmigen Sinneszellen anliegen, in reiferen finden wir solche Bilder in den äussersten, zwiebelschalenförmigen, mit der indifferenten Epidermis angrenzenden Stützzellen. Da wir in dieser Region am häufigsten Mitosen begegneten, betrachten wir dieselbe als Wachstumszone

der Stützzellen und somit auch als Differenzierungsregion der Stütz fibrillen. Wenn mithin in reiferen Sinnesknospen (Fig. 1) der periphere Teil der Knospe sich so darstellt, dass in den flaschenförmigen Sinneszellen sehr zahlreiche Chondriomiten auftreten und zwischen ihnen nur spärlich Stütz fibrillen, in den dem Zentrum nächstliegenden Stützzellen ein umgekehrtes Verhältnis vorliegt, indem sehr zahlreiche Züge wellig verlaufender, glatter Stütz fibrillen die Zelle durchziehen und nur spärlich kurze Chondriomitenketten vorhanden sind, wenn dagegen in den vom Zentrum am meisten entfernten, in der Wachstumszone der Stützzellen gelegenen Zellen die Fibrillen einen evident granulären Bau aufweisen und eine geringere Zahl der Chondriomiten als in den angrenzenden Epithelzellen vorhanden ist, — so können wir diese Verschiedenheit der Ausgestaltung nicht etwa auf lokale Mängel der Fixierung zurückführen.

So ist auch die Äusserung Kolmers, dass an der Knospenperipherie die Stütz fibrillen nur vereinzelt, ungleich die Farbe festhaltend, auftreten, im Einklange mit unseren Befunden, denn die jungen Fibrillen sind sehr zart, tingieren sich schwach und erlangen, wie es scheint, nur allmählich ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber der Essigsäure. In den äussersten Stützzellen sind in der Abbildung, die Kolmer seiner Beschreibung beifügt (Fig. 1, 1910), überhaupt keine Fibrillen sichtbar, an analogen Stellen der nach Mitochondrien-Methoden behandelten Knospen sind gerade die evidentesten Prozesse der Fibrillenburgung wahrzunehmen.

Die in jungen Sinnesknospen parallele Anordnung der Fibrillen stellt ein Entwicklungsstadium dar; wie eingangs erwähnt wurde, haben die Fibrillen in reiferen Knospen einen welligen Verlauf, obgleich in den äussersten Stützzellen noch solche von paralleler Anordnung vorzufinden sind. Das oben angeführte Verhältnis bestätigen vollkommen die in Carnoys Flüssigkeit fixierten und mit Eisenhämatoxylin tingierten Präparate. In jungen, 6—8 mm langen Axolotl-Larven, wo die Anlage der Sinnesknospe schon vorhanden ist, sind nach der genannten Fixierung keine Fibrillen zu sehen, auch die Scheiben am distalen Ende der Sinneszellen tingieren sich nur sehr schwach, dagegen sind solche junge Knospen nach der Konservierung in Champys Mischung von Chondriomiten fast ganz überfüllt.

Beachtenswert ist der Umstand, dass weder in den Sinnesknospen der Haut, noch in anderen Sinnesepithelien Chondriokonten vorkommen, es sind stets Granulaketten oder vereinzelte Körner vorhanden, während im Knorpel ausser den genannten Formen auch sehr lange, einheitlich dicke Chondriokonten zum Vorschein kommen.

In den Epidermiszellen finden sich beim Axolotl, ähnlich wie Luna (19, 1913) bei *Bufo vulg.* konstatiert, zwischen den Pigmentkörnern die Chondriomiten (neben kurzen Chondriokonten und Chondriosomen) am häufigsten, und ist die Form der einzelnen Elemente etwas voluminöser als in der Hautsinnesknospe. Auch liegen die Chondriomiten im indifferenten Epithel beim Axolotl wie auch bei anderen Tieren immer so, dass ein homogener Kutikularsaum von ihnen frei bleibt, dagegen erstrecken sie sich sowohl in den Sinneszellen als auch den Stützzellen der Knospe bis an die äusserste Oberfläche dieser Zellen — in den Sinneszellen bis zur Scheibe reichend.

Die Fibrillen der Gaumenknospen differenzieren sich in gleicher Weise. Gelegentlich sei bemerkt, dass die Stäbchenbildungen, die Kolmer (15, 1910) an der Oberfläche der Gaumenknospen beschreibt, überhaupt auf der ganzen Gaumenschleimhaut sehr junger Axolotlexemplare vorhanden sind.

Instruktiv sind ferner Entwicklungsstadien des Geruchsorgans. In Fig. 13 ist der zentrale Teil des Organs bei einem 7—8 mm langen Axolotl, nach Behandlung mit Champys Mischung und Kulls Modifikation der Altmannschen Methode, abgebildet. Die langgestreckten Riechzellen sind von Chondriomiten fast vollständig angefüllt; nur kleine vakuolenartige Räume sind von ihnen frei. Auch in diesem Sinnesepithel erstrecken sich die Chondriosomen in Riech- und Stützzellen an die äusserste Peripherie, während sie in den angrenzenden Flimmerzellen sich nur bis zum homogenen Kutikularsaum erstrecken. Weder in den Sinnes-, noch in den Stützzellen sind hier Chondriokonten vorhanden. Dasselbe konnten wir auch in den *Maculae acusticae* beobachten, wo übrigens sehr lange Granulaketten, besonders in den Stützzellen sehr junger Tiere, vorkommen.

Sowohl an Hautsinnesknospen, als auch an den *Maculae acusticae* kann man wahrnehmen, dass die Kerne der Sinneszellen resp. Haarzellen sich nach den beim Mitochondrienverfahren

üblichen Tingierungen sehr intensiv färben und während der Differenzierung nur langsam die Farbe abgeben; auch scheint die Kernmembran von einer Schichte von Chondriosomen umgeben zu sein, die ihr unmittelbar anliegen, weshalb bei Oberflächenschnitten der ganze Kern als dunkle Masse sich darstellt und durch dieses Verhalten von den Kernen des indifferenten Epithels, wo die Differenzierung eine bedeutend raschere ist, sich unterscheidet.

Zwischen den langgestreckten, von Chondriosomen ganz überfüllten Zellen sind in Fig. 13 hellere Zellen zu sehen, die ebenfalls Granulaketten enthalten, wenn auch nicht so zahlreich wie die ersteren. Wir glauben, gestützt auf die bei älteren Tieren herrschenden Verhältnisse, diese dunklen, von Chondriosomen fast ganz überfüllten Zellen als eigentliche Riechzellen, die helleren, mit geringerer Ausbildung des Chondrioms, als Stützzellen ansehen zu dürfen. Die Umrisse der letzteren sind nicht so deutlich wie die der ersteren, ein Verhalten, das wir auch bei um vieles älteren Tieren, so in Fig. 14, die eine entsprechende Partie aus der Riechschleimhaut eines etwa ein Jahr alten Axolotls abbildet, feststellen können. Zu diesem Unterschied trägt vor allem der enorme Gehalt an Chondriosomen bei, der die schmale Zelle fast ganz ausfüllt, ferner die morphologischen Eigentümlichkeiten der ganzen Zelle und ihres peripheren, Sinnesfortsätze tragenden Teiles. Während der Färbung verhalten sich die Riechzellen charakteristisch, indem sie sehr intensiv durch Säurefuchsin oder Eisenhämatoxylin sich tingieren, erst nach längerem Differenzieren erscheinen die die Zelle ausfüllenden Chondriosomen.

Schon in sehr jungen Stadien sieht man in den Stützzellen die von Kolmer daselbst beschriebenen Stützfibrillen, und zwar in einer der Entwicklung dieser Elemente in den Hautsinnesknospen ganz analogen Weise. Ausser kurzen, glatten Fäden sind solche von körnigem Bau zu sehen, oder aber sie sind teils glatt, teils granuliert, indem die granulierten Teile eines Fadens deutlicher als die glatten Fadenteile zum Vorschein kommen. Solche Fäden sind sowohl im basalen, als auch im peripheren Teile der langgestreckten Zellkörper vorhanden, was gegen die Annahme einer eventuellen schlechten Fixierung der Peripherie spricht. Es sei erwähnt, dass die von Kolmer an

der Oberfläche der Riechschleimhaut beschriebenen blasigen Gebilde („blasige Sekretion“) stets vorhanden waren.

Betrachten wir noch die *Macula acustica* eines 8 mm langen Axolotls, die in Fig. 15 zu sehen ist. Die kurzen Haarzellen sind von den langgestreckten Stützzellen leicht zu unterscheiden. In den ersteren sehen wir nur verhältnismässig kurze Chondriomiten, die meistens am oberen Zellenpol unterhalb der Deckplatte, aber in unmittelbarem Kontakte mit ihr, eine Anhäufung bilden. In den schmalen Stützzellen sind ausserordentlich lange Chondriomiten, die sich bis an die äusserste Oberfläche des Epithels erstrecken, vorhanden. Stützfibrillen waren in diesem Stadium noch nicht zu sehen, bei älteren Tieren sind sie jedoch sehr schön ausgebildet, und vermindert sich hier wie in den Stützzellen der Sinnesknospen und des Riechepithels die Zahl der Chondriomiten, jedoch nicht bis zu totalem Schwund. Demgegenüber ist das Verhalten der Sinneselemente, so der Sinneszellen der Hautknospen, der Riech- und Haarzellen, durch die Persistenz des Chondrioms bis zu vollkommen reifen Stadien und auch fernerhin charakteristisch.

Die Ausbildung des Chondrioms im Flimmerepithel, das die Gruppen der Riechzellen voneinander trennt, ist diejenige für Epithelien allgemein bekannte. Bemerkenswert ist die Gruppierung der Chondriomiten in zwei Gebiete. Erstens ist eine unmittelbar unter dem Cuticularsaum beginnende, in parallelen Zügen verlaufende Chondriomitenansammlung, deren Elemente nur selten den ganzen peripheren Plasmateil der Zelle durchziehen, und zweitens eine perinukleäre stärkere Ansammlung von Chondriomiten zu unterscheiden (Fig. 14 und 10). Diese zweite Ansammlung sendet ihre Elemente auch in den sich verjüngenden, basalen Zellabschnitt, der, obgleich von Kernen der tieferen Epithelschichten umlagert, sich dennoch sehr gut verfolgen lässt. Zur Annahme solcher Regionen stärkerer Ansammlung der Chondriomiten verleitet der Umstand, dass fast in sämtlichen Flimmerzellen der zentrale Teil des peripheren, flimmertragenden Zellabschnittes nur von spärlichen Chondriomiten erfüllt ist, zwischen welchen ein hellerer, vom Chondriom fast völlig freier Teil sich abhebt. Wie später ausgeführt werden wird, befindet sich in diesem vom Chondriom fast freien Teile der Golgi-Kopschsche Apparat.

Im basalen Teile der Flimmerzellen, in unmittelbarer Nähe des Kernes, bemerken wir sehr oft anstatt der kleinen Chondriosomen dickere Schollen von runder oder ovaler Form, die einzeln oder auch zu drei bis vier zusammen liegen (Fig. 14 und 19). Es wird eine Wanderung dieser grossen Schollen beobachtet, indem man sie bisweilen vom basalen Zellabschnitte in den peripheren aufsteigen sieht, wobei sie, den engen Raum zwischen Kern und Zellgrenze passierend, sich zu langgestreckten, zylinderförmigen Gebilden umformen. In färberischer Hinsicht verhalten sie sich gleich den Elementen des Chondrioms: Eisenhämatoxylin tingiert sie dunkelblau, Säurefuchsin rot, wenn auch bisweilen in einem helleren Ton als die Chondriomiten. Oft sieht man aber diese Gebilde (Fig. 14) in einer und derselben Zelle teils gefärbt, teils farblos, als helle kugelige Körper, deren Lage eine konstante ist. Da sich diese Gebilde jedoch in mikrochemischer Hinsicht auch gleich dem Golgi-Kopschischen Apparat verhalten, werden wir auf sie später noch zurückkommen.

Zu den Stützfibrillen der Sinnesepithelien nun zurückkehrend, können wir mit Rücksicht auf ihr Entstehen sie in die Reihe jener Differenzierungsprodukte der Plastosomen stellen, die Meves (24. 1910) und Duesberg (6. 1910, 7. 1912) als „paraplastische Bildungen“ bezeichnen. Die Vermehrung der Fibrillen scheint auch hier — wie in den Beobachtungen Firkets (10. 1911) bei der Bildung des Glaskörpers des Huhnes — auf dem Wege der Längsspaltung vor sich zu gehen, da in reiferen Knospen, die Zahl der ein welliges Gewirre bildenden Stützfibrillen diejenige der recht dicken Chondriomitenketten der Embryonalstadien bei weitem übertrifft. Hierdurch soll natürlich nicht behauptet werden, dass die Stützfibrillen das einzige Differenzierungsprodukt des embryonalen Chondrioms der Stützzellen sind — es ist hier lediglich ein Organellum in seiner Entwicklung verfolgt worden. Auch wird hier im Gegensatz zu den Befunden von Firket auf die Entwicklung der Fibrillen nicht aus Chondriokonten, sondern aus Chondriomiten (Granulaketten) aufmerksam gemacht, als auch auf die teilweise Persistenz des Chondrioms in den Stützzellen, während es bei der Bildung des Glaskörpers des Huhnes vollends zum Aufbau der Fibrillen aufgebraucht wird. Die Färbbarkeit nach anderen Fixierungsweisen wie die Plastosomen teilen die Stützfibrillen mit anderen paraplastischen Bil-

dungen, im besonderen mit den Protoplasmafasern der Epidermis, was auch Duesberg (6, 1910) an der Epidermis der Kaulquappe betreffs der in ihr vorhandenen dicken Fäden konstatiert.

II. Über den Ursprung der Drüsengranula und der Langerhansschen Netze der Leydigischen Zellen.

Die Untersuchungen von Regaud (27, 1909) und Mavas (21, 1909), Schulze (30, 1911) und Hoven (14, 1910) haben reichliche Beweise für die Verwertung des Chondrioms zur Granulabildung geliefert. Nichtsdestoweniger bietet die Entwicklung eines jeden Organs gewisse Besonderheiten, die auf den Prozess als solchen mehr Licht werfen. Umsomehr erwecken das Interesse Bildungen, über welche die verschiedensten Meinungen ausgesprochen worden sind, so die Langerhansschen Netze, denen eine Reihe von Autoren, wie Carriere (3, 1884), Pfitzner (26, 1884), Cohn (5, 1895), Leydig (18, 1868), Langerhans (17, 1871), Paulicki (25, 1884), Studnicka (31, 1909), Heidenhain (12, 1911), Meves (23, 1908) und Duesberg (7, 1912) ihre Aufmerksamkeit zugewendet haben. Die meisten Untersuchungen bezogen sich jedoch auf ältere Larvenstadien, hauptsächlich der Salamander- und Tritonlarve, oder auf den erwachsenen Axolotl. Unsere Beobachtungen sind an sehr jungen, von 4—6 mm langen Axolotl-Exemplaren bis zu einjährigen und auch älteren Tieren gewonnen, und sind sie hinsichtlich der Verhältnisse beim erwachsenen Axolotl mit den überaus gründlichen Befunden Cohns und Heidenhains in vollkommenem Einklange. Die Hauptergebnisse rekapitulierend, erwähnen wir, dass der von den Epidermiszellen umgebene kleinere Kern der Leydigischen Zelle die charakteristische Einkerbung schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium zeigt, dass diese Einkerbung ferner als konstante Erscheinung bei jeglicher Fixierungsweise zum Vorschein kommt. Leydigische Zellen mit zwei Kernen finden wir nicht nur bei älteren Axolotl-Exemplaren: junge Stadien besitzen sie ebenfalls, wie überhaupt in bezug auf Zellteilungen bemerkt werden muss, dass auch während der Entwicklung verhältnismässig selten in den Leydigischen Zellen Mitosen angetroffen werden. Die Zahl der Leydigischen Zellen scheint sich eher durch Differenzierung

neuer Epithelzellen zu Drüsenzellen, als durch die Teilung letzterer zu vermehren.

Das Verhalten der Drüsengranula gegenüber Eisenhämatoxylin ist in Fig. 20 zu sehen, das mit Cohns Befunden völlig übereinstimmt. Was die Entstehung der Granulationen betrifft, sagt Cohn, auf Beobachtungen an der Tritonlarve gestützt, dass sie in den Fäden des im Zelleibe sich ausspannenden protoplasmatischen Fach- oder Septenwerkes eine spezifische Umwandlung des Protoplasmas selbst darstellen. Heidenhain (12, 1911) unterscheidet folgende Entwicklungsstadien der Leydig'schen Zellen: „Erstlich treten in dem Zellenprotoplasma tropfenartige Gebilde in dichter Lagerung auf, durch welche die Zellsubstanz in ein Fach- oder Wabenwerk umgewandelt wird: die Substanz der Tropfen ergibt mit Vanadiumhämatoxylin eine Schleimreaktion — jedoch möchte die Bezeichnung als Schleimzellen dadurch noch nicht gerechtfertigt sein. Zweitens bilden sich in den Ecken des erwähnten Fachwerkes knotenartige Verdickungen, welche den serösen Drüsengranulis ähnlich sehen, jedoch aus einer direkten Metamorphose des Plasmas hervorgehen. Drittens brechen die erstentstandenen Vakuolen ineinander ein, und es bildet sich dadurch ein System von Strangwerken, welches die beschriebenen Knoten oder Granula zunächst in sich enthält. Allein die Strangwerke schwinden und die Körner werden dadurch frei. Schliesslich enthält die Leydig'sche Zelle im Innern ausser dem Kern und geringen Plasmaresten als Hauptbestandteil eine Unsumme rundlich eckiger Körper, welche unverbunden nebeneinander liegen.“

Bezüglich des Langerhansschen Netzes, das in Fig. 20 ebenfalls in einem etwas schräg geführten Tangentialschnitte zu sehen ist, ist seine Ausbildung vollkommen treffend von Cohn und Heidenhain geschildert worden — die Übereinstimmung der Bilder ist eine bis in die kleinsten Details vollkommene. Was die Genese des Netzes betrifft, so stellt es nach Paulicki und Cohn „rippenartige Verdickungen der Oberflächenschichte“ dar; nach Heidenhain ist es eine Differenzierung in der Rindenschicht des Plasmas, während Studnicka (31, 1909) das Netz aus Tonofibrillen, „die mannigfaltig sich vereinigend, an der Oberfläche der durch keine wirkliche exoplasmatische Zellmembran aussen geschützten Drüsenzellen ein vollkommenes Gitter bilden“,

bestehen lässt, was jedoch Heidenhain durchaus ablehnt. Meves (23, 1907) hat ferner die Frage aufgeworfen, ob die in der Weise wie Chondriokonten sich färbenden Fäden des Langerhansschen Netzes der Salamanderlarve mit solchen nicht identisch wären. Meves glaubt diese Frage bejahen zu können, da er anderenorts vom Auftreten des Chondrioms in der Form von Netzen mit Berufung auf die in Rede stehenden Netze spricht. Auch sehen Meves und Samsonow (28, 1910) im Innern der Leydig'schen Zelle spärliche Fadenkörner in der den Kern umgebenden Plasmaanhäufung.

Die Behandlung sehr junger Axolotl-Exemplare nach den verschiedensten, eingangs erwähnten Methoden ergab folgendes: 4—6 mm lange Tiere besitzen noch keine Leydig'schen Drüsen; die aus zwei Zellschichten bestehende Epidermis lässt in dieser Hinsicht keine Differenzierungen wahrnehmen. Aber schon bei 6—8 mm langen Individuen sind in beiden Epidermisschichten Zellen vorhanden, die durch ihr helleres Plasma und ihre Grösse leicht auffallen. Der Kern der Zelle ist gross, zeigt aber bereits die Einschnürung und in reger Fragmentierung begriffenes, reiches Nukleom. Der plasmatische Teil der Zelle stellt sich je nach Anwendung verschiedener Reagenzien verschieden dar.

So gewahrt man, nach Fixierung in Carnoy's oder Kolmer's, Mischung und Tingierung mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin (Fig. 6), dass das helle Plasma aus einem dichten Fach- oder Septenwerk besteht. Weder in den Balken noch in den Maschen dieses Werkes sind nach obigen Behandlungsweisen irgend welche Granulationen zu sehen. Das Fachwerk füllt den Zelleib bis an seine Peripherie aus, am dichtesten sind die Balken in der perinukleären Region.

Wird jedoch die Epidermis dieses Stadiums nach Champy-Kopsch (Bichromat-Formol) oder Sublimat-Osmium fixiert, und nachher mit üblichen Farbungsmitteln wie Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin, Kristallviolett behandelt, so ist das Bild vervollkommen, indem alle Balken von kleinen, fast einheitlich grossen, intensiv sich tingierenden Granulaketten durchsetzt sind. Nichtsdestoweniger ist das helle Plasma der Balken gut zu sehen, so dass ein regelmässiges Bild entsteht, indem dieses hyaloplasmatische Fachwerk die Lagerung der Chondriosomen bestimmt. Dass die ersten Granulationen das Chondriom der Zelle darstellen, beweisen

die vorher erwähnten Bilder nach Carnoys Flüssigkeit — ferner der Umstand, dass in den umgebenden Epithelzellen ebenfalls nach diesem Verfahren keine Plastosomen, während sie bei den das Chondriom konservierenden Methoden sehr schön zum Vorschein kommen (Fig. 8 und 9), dass schliesslich in der zur Leydig'schen Zelle sich differenzierenden Zelle keine andere Form des Chondrioms als die genannten Granulationen auftritt: auch gehört hierher die von Carriere (3, 1884) beobachtete Tatsache, dass die ersten während der Entwicklung der Leydig'schen Zellen zum Vorschein kommenden Körnchen durch Übersmiumsäure fixiert, durch wässrige Lösungen dagegen ganz oder zum Teil gelöst werden.

In Fig. 9 haben wir einen Längsschnitt durch die junge Drüsenzelle vor uns, in Fig. 7 einen Oberflächenschnitt mit regelmässigen Balken und in dieselbe eingelagerten Chondriosomen. Dieses Stadium ist von grosser Wichtigkeit, da es einen gemeinschaftlichen Ausgangspunkt für die beginnende Differenzierung der Granula im Innern der Zelle einerseits, und die Bildung des Langerhansschen Netzes andererseits darstellt.

Die einsetzenden Änderungen in den Chondriosomen äussern sich bald in den Färbungsunterschieden und dem Wachsen der Elemente. Die einen Balken füllenden Chondriosomen werden dicker, fliessen oft zusammen, dass sie kurzen Chondriokonten ähnlich sind, die jedoch ihre Verbindung mit anderen Balken lange behalten. Gewöhnlich geht die Differenzierung an den Enden der kleinen Balken vor sich, woraus die wohlbekannten Bilder knotenartiger Verdickungen entstehen. Je grösser die Elemente werden, desto schwächer ihre Affinität zum Kristallviolett, Säurefuchsin und Eisenhämatoxylin. Die lose im Zelleibe herumliegenden Granulationen zeigen alle Abstufungen von dunkelrot resp. dunkelblau bis braungelb (Fig. 11) bzw. grau. Natürlich wurden die früheren Protoplasma-balken durch diesen Vorgang entweder ganz aufgebraucht, oder es sind seine Reste noch lange zwischen den einzelnen dicken Granulationen vorhanden. Das Zusammenbrechen des Fachwerkes findet aber hauptsächlich im mittleren Teile des Zellprotoplasmas statt. In unmittelbarer Nähe des Kernes, wie auch an der Zellperipherie bleiben die Balken erhalten. In ersterer Anordnung sind sie stets zu finden, sogar an bereits entwickelten Drüsenzellen älterer

Tiere (Fig. 20), wo die perinukleäre Zone von in protoplasmatischen Balken eingelagerten Chondriosomen oder Chondriomiten eingenommen ist. Oft ist diese ihre Anordnung in Balken eines Fachwerkes eine überaus schöne, manchmal sind die Maschen des Werkes sehr klein, wodurch unregelmässige Bilder entstehen, jedenfalls ist das Chondriom noch in reifen Leydig'schen Zellen vorhanden (Meves, Samsonow). Nach Fixierung in Sublimat-Eisessig oder Kolmerscher Mischung stellt sich das perinukleäre Plasma als dunkler, homogener Hof dar, in welchem nur grössere Körner, also schon differenzierte Bildungen vorhanden sind, die jedoch nach Heidenhains Eisenhämatoxylin oder Säurefuchsin sich noch tingieren und so Übergangsformen zu den endgültigen Granulationen darstellen. Somit ist das Heidenhainsche Schema der Entwicklung der Leydig'schen Zellen dahin ergänzt, dass die „knotenartigen Verdickungen“ des Protoplasmafachwerkes, Stadien der bereits zu Granulationen differenzierten Chondriosomen und Chondriokonten darstellt, und glauben auch für die ersten „tropfenähnlichen Gebilde“ denselben Ursprung, wie für die anderen Zellgranula annehmen zu dürfen. Wie aus der Fig. 20 zu ersehen ist, tingieren sich die reifen Körner, resp. Fäden nicht mehr in der Weise der Mitochondrien; nach Kull's Modifikation (Fig. 12) sind sie bräunlichgelb, nach Eisenhämatoxylin ist die charakteristische Entfärbung von der Peripherie in der Richtung gegen das Zentrum, wie dies bereits Cohn beschrieben hat, zu beobachten. Bisweilen ist die Entfärbung eine totale. Es sei bemerkt, dass die Granula gegenüber Säurefuchsin vollkommen analog sich verhalten wie gegenüber Eisenhämatoxylin, also rote Zentren mit gelben Randstreifen im Querschnitt oft zum Vorschein kommen. Vielleicht haben wir in diesem Zentrum ein Residuum des Chondriosoms, dessen Differenzierung von der Peripherie nach dem Zentrum zuschreitet, oder es ist eine Folge der Fixierung.

Es wurde oben bemerkt, dass die Protoplasmabalken mit dem in diese eingelagerten Chondriom an der Peripherie erhalten bleiben (Fig. 11). Die Änderungen, die sich hier vollziehen, sind denjenigen bei der Granulabildung auftretenden ganz ähnlich, mit dem Unterschiede, dass hier der Zusammenhang zwischen den Balken erhalten bleibt, die Chondriosomen sich mithin in den von dem protoplasmatischen Fachwerke sozusagen geformten

Bahnen differenzieren, dieses Fachwerk in sich aufnehmen und verarbeiten. So entsteht das gitterartige Netz, das in jungen Drüsen eine ausserordentliche Regelmässigkeit aufweist (Fig. 7 und 16), um erst später durch Wachstum die periphische Gestalt, wie sie Cohn und Heidenhain geschildert haben, zu erlangen. In jungen Stadien tingiert sich das Netz tatsächlich gleich dem Chondriom, wir können es aber keineswegs als eine primäre Form des Auftretens desselben betrachten; schon das Auftreten seiner Elemente, der Chondriosomen, in protoplasmatischen Balken des Fachwerkes, das spätere Schwinden einzelner Chondriosomen und die Differenzierung zu soliden, einheitlichen Balken, die beim Axolotl eine enorme Breite und Dicke erlangen, die gleichzeitige Verminderung der Affinität zu Säurefuchsin, Kristallviolett und Eisenhämatoxylin (Fig. 12) spricht dagegen. Auf letzteren Umstand sei ausdrücklich hingewiesen. Wie in Fig. 12 zu sehen ist, färbt sich das Netz nach dem Mitochondrienverfahren in einem kaum intensiveren Ton als die reifen Granulationen, und sogar nach Eisenhämatoxylin, das die Langerhansschen Netze am intensivsten tingiert, lässt sich leicht eine Entfärbung des Netzes unter prägnantem Hervortreten des perinukleären Chondriomiten, erzielen. Dass wir ferner in diesen Netzen „paraplastische Gebilde“ sehen müssen, folgt auch aus ihrer Widerstandsfähigkeit gegenüber das Chondriom schädigenden Reagenzien, was von den sehr jungen, in Entwicklung begriffenen Leydigischen Zellen (6—8 mm lange Tiere) nicht behauptet werden kann.

Bei der Salamanderlarve, wo das Langerhanssche Netz aus schmalen Balken besteht, ist eigentlich die embryonale, regelmässige Form des Netzes, die beim Axolotl ein Entwicklungsstadium darstellt, zur funktionierenden während des ganzen Larvenlebens geworden. Nichtsdestoweniger sind auch bei der Salamanderlarve in frühen Entwicklungsstadien der Netze die in protoplasmatische Balken eingelagerten Chondriosomen zu sehen. Dagegen sind gar keine Anhaltspunkte für eine Fibrillarstruktur im Sinne Studnickas vorhanden.

Ausser den Chondriomiten in der perinukleären Zone der Leydigischen Zelle finden wir hiermit beim Axolotl an der Peripherie dieser Zellen keine undifferenzierten Elemente des Chondrioms. Die von Meves und Samsonow (28, 1910) in dieser Region gesehenen Fäden gehören zum Langerhansschen

Netze, das eine hochdifferenzierte Bildung des Chondrioms darstellt. Ausserhalb des Netzes sind wohl Chondriomen vorhanden, aber sie sind den zwischen den Leydigischen Zellen eingelagerten Epithelzellen zuzurechnen.

Nach Behandlung der Leydigischen Zellen mit verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten und den verschiedensten Tingierungen gewinnt man den Eindruck, dass zwischen den die Zelle ausfüllenden Körnern einerseits und dem Langerhansschen Netze andererseits in substantieller Hinsicht kein wesentlicher Unterschied vorliegt: das Netz scheint bloss solider, kompakter als die Granula zu sein, woher die Tönung in der Tinktion herrührt. Besonders ist das Verhalten nach Einwirken von Osmiumsäure zu beobachten. Nach längerem Einwirken dieses Fixierungsmittels stellen sich Körner und Netz als homogene, solide Balken resp. Granulationen dar, letztere öfters von eckigem, ausgezogenem Querschnitt. Auch scheinen die Körner sich stark verlängern zu können, wodurch der dickfädige Habitus des Sekretes zustande kommt. Das Eindringen von Balken des Netzes zwischen die Granulationen ist besonders in jungen Drüsenzellen oft beobachtet worden: bisweilen verursachen diese ins Innere dringenden Balken eine Kammerung der Zelle, indem zwischen äussere und tiefer liegende Balken Granulationen eingeschlossen sind. Dieses Verhalten stellt mit Rücksicht auf die hier angeführte Entwicklung der Leydigischen Zellen nichts Widersprechendes dar, indem in solchen Fällen die Differenzierung sich nicht streng auf die Rindenteile des protoplasmatischen Fachwerkes beschränkt, aber zugleich auch die Annahme einer spezifischen, vom embryonalen protoplasmatischen Fachwerke unabhängig tätigen Rindenschicht des Plasmas überflüssig macht.

Ein protoplasmatisches Fachwerk mit in dasselbe eingelagerten Chondriosomen haben wir ebenfalls in der Entwicklung der vielzelligen Giftdrüsen des Axolotls beobachtet. Sowohl in Schaltzellen, als auch in den auf verschiedenen Sekretionsstadien sich befindenden Drüsen sind die Chondriosomen vorhanden. In Fig. 18 ist eine junge Axolotldrüse abgebildet, die nach der Altmannschen Methode behandelt worden ist. Das homogene Plasmafachwerk mit eingelagerten, sehr kleinen fuchsinophilen Granulationen ist zwischen den grossen Sekretkörnern zu sehen. Dieses Plasmafachwerk ist zwar in jungen Drüsen auch nach ge-

wöhnlichen Fixierungsweisen zu sehen, nicht aber das eingelagerte Chondriom; auch sei bemerkt, dass beim Axolotl während der Bildung des Sekretes nie das Auftreten von Mitochondrien (Chondriokonten) ausserhalb des Protoplasmafachwerkes beobachtet wurde, dass mithin die Bildung der Sekretgranula in den vielzelligen Drüsen wie in den Leydig'schen Zellen auf Kosten der in plasmatischen Balken liegenden Chondriosomen resp. Chondriokonten sich vollzieht.

III. Der Golgi-Kopsch'sche Apparat in den Sinnesepithelien und Drüsenzellen des Axolotls.

Wie erwähnt wurde, beschäftigte mich in den untersuchten Organen der Golgi-Kopsch'sche Apparat, den sowohl bei älteren, als auch sehr jungen Tieren zu studieren die Möglichkeit sich darbot. Unter den angewandten Methoden ergab Weigls (33, 1912) Modifikation der Kopsch'schen Methode die weit-aus besten Resultate; die nach ihr behandelten Objekte geben für die vorstehenden Befunde das Hauptmaterial ab; während das Verfahren nach Kopsch und Cajal (I. Methode) ebenfalls brauchbare Präparate lieferte, konnten die vermittle der Cajal-Golgi'schen Arsennitrat-Methode erzielten Bilder nur vergleichsweise herangezogen werden. Überhaupt wurde eine beträchtliche Anzahl von Material verbraucht, ehe es gelang, nach der letztgenannten Methode gute Präparate aus der Epidermis der jungen Tiere zu erlangen. Jedenfalls könnte nach den gemachten Erfahrungen die Arsennitrat-Methode als einziges Verfahren zu eingehender Untersuchung durchaus nicht genügen.

Wir beginnen mit der Beschreibung der Befunde in der Riechschleimhaut eines etwa ein Jahr alten Axolotls. Wie man in den Fig. 24 und 26 sieht, ist der Golgi-Kopsch'sche Apparat sowohl in den Riechgruben, als auch in dem Falten bildenden Flimmerepithel in einer ausserordentlich klaren und distinkten Weise entwickelt. In Riech- und Stützzellen (Fig. 26) bildet er sehr lange, dünne Fäden, die den schmalen protoplasmatischen Zellkörper an seiner Peripherie zwischen Kern und äusserer Zelloberfläche durchziehen. Die Fäden beginnen in unmittelbarer Nähe des Kernes, ziehen unter mannigfachen Knickungen und Windungen aufwärts, oft Schleifen bildend; die Fäden sind sehr dünn,

tief schwarz und in ihrer nächsten Umgebung oder auch in ihrem Verlauf eingefügt oder als Varikositäten finden sich oft sehr kleine Granulationen, die zu den Fäden in einer Beziehung zu stehen scheinen. Die Fäden aller Riech- und Stützzellen erstrecken sich recht weit in den langgestreckten Zellkörpern, einen breiten, von ihnen immer freien plasmatischen Raum zurücklassend.

Genaue Musterung sämtlicher Zellen einer Riechgrube zeigt, dass die Ausbildung des Apparates in den Riech- und Stützzellen die gleiche ist. An isolierten Zellen stellt sich der Apparat so vor, wie er in Fig. 30 zu sehen ist, wo auch die periphere Lage der Fäden, besonders im basalen Zellteile, zum Vorschein kommt. Es ist schwer zu entscheiden, ob hier ein Netz ausgebildet ist. Anastomosen kommen sehr selten vor, am distalen Zellende, wo die Apparatfäden verschwinden, sieht man gewöhnlich in jeder Zelle zwei Fadenenden. An Querschnitten durch die Riechschleimhaut ist die periphere Lage der Apparatfäden sehr deutlich zu sehen: so in Fig. 25, wo die Schnittrichtung etwas schief verläuft. Die Schleifen der Fäden umgeben die Peripherie der schmalen Zelle, ihr zentraler Teil ist von Fäden fast immer frei. Anders in den Flimmerzellen: hier stellt der Golgi-Kopsch'sche Apparat kurze, geknickte, sehr dünne Fäden dar, so in den Fig. 24 und 29. Auch hier liegen die Fäden in einem recht weiten Abstand von der äusseren Zelloberfläche und nehmen vorwiegend den mittleren Plasmateil zwischen Kern und Lumen ein, wie es auch bei anderen Epithelien der Fall ist. In Fig. 27 ist eine Partie des Riechepithels mit den angrenzenden Flimmerzellen abgebildet. Die Ausgestaltung der Apparatfäden im Flimmerepithel, das mehr in der Richtung gegen die Peripherie als die Riechzellen zu liegen kommt, beweist, dass das Ausbleiben der Apparatfäden im breiten, peripheren, protoplasmatischen Zellabschnitte des Riechepithels nicht durch schlechte Imprägnierung hervorgerufen ist, da sonst wenigstens im gleichen Niveau dieselben Wirkungen sich einstellen müssten, und mithin auch in den Flimmerzellen jegliche Imprägnierung fehlen müsste, was nie der Fall ist; denn solche Bilder wie in der zitierten Figur sind die typischen nach Anwendung aller möglichen Methoden, welche den Kopsch'schen Apparat deutlich machen. Dafür, dass Apparatfäden mit den früher erwähnten Stützfibrillen nicht identisch sind, spricht zunächst ihre Lage und die eigenartige morpho-

logische Ausbildung. Die Stützfibrillen sind einheitlich glatt, in den tieferen, den Kernen nächstliegenden Plasmapartien von welligem Verlauf, auch sind sie bedeutend dicker als die ausserordentlich feinen, zwar glatten, aber ihre Richtung oft unter geradem Winkel und plötzlich ändernden, nie gespannt verlaufenden Fäden. Die Stützfibrillen erstrecken sich bis an die Peripherie, die Apparatfäden sind dort, wie schon gesagt wurde, niemals anzutreffen. Auch treten die Stützfibrillen vorwiegend, wenn nicht ausschliesslich, nur in Stützzellen auf, der Apparat ist in sämtlichen Zellen der Riechschleimhaut vorhanden. Auch kann bezüglich des Chondrioms keine Schwierigkeit im Auseinanderhalten dieser Gebilde bestehen. Das Vorkommen derselben, wie früher erwähnt wurde, als Chondriosomen, die besonders in den Riechzellen die Zelle bis zur Peripherie ausfüllen, in den Flimmerzellen in typischer Anordnung und Gruppierung zum Vorschein kommen, hebt jede Grundlage für die Identifizierung dieser Bildungen auf. Räumlich kommen die Apparatfäden in den Flimmerzellen in den hellen, von Chondriomiten freien Raum zu liegen, und sie befinden sich nur an einem Zellpol, während das Chondriom auch im zentripetalen, sich verjüngenden Zellenteil vorhanden ist.

Die Verhältnisse in den Basalzellen des Riechepithels stehen im Zusammenhange mit den geringen Plasmamengen, die hier vorhanden sind; sie stellen sich mithin folgendermassen dar: Kurze Fäden selbständig, oder in Verbindung mit kleinen, transparent schwarzen Kügelchen oder Tropfen, oder aber nur solche traubenartig angehäufte, mehr oder minder grosse, schwarze Tropfen, die bisweilen, wo mehr Plasma vorhanden ist, zu grossen Schollen anwachsen können, sind eine konstante Erscheinung. Einen Unterschied in der Ausbildung des Apparates in der äusseren und in der tieferen Zellschichte kann man auch bei *Tinca vulg.* in demselben Organ konstatieren. In Fig. 21 ist ein Längsschnitt durch die Riechschleimhaut von *Tinca vulg.* nach Cajals Silbernitrat-Methode dargestellt. Auch hier ist in sämtlichen Zellen der Apparat vorhanden in Form dicker Halbringe, oder bakterienförmiger Stäbchen, in regelmässiger Anordnung in allen Zellen in gleicher Lagerung, auch hier in einem gewissen Abstand von der äusseren Zelloberfläche. In den Basalzellen sind selten Halbringe oder dicke Stäbe anzutreffen, am meisten sind es unregelmässige kleine Schollen oder Körnchen, die in einer Anhäufung

den Kernen anliegen. Es ist wahrscheinlich, dass die dicken Ringe, die Kolmer (1907) in den Zellen des Riechepithels bei Fischen nach Anwendung der Cajalschen Silberreduktions-Methode gesehen hat, dem hier beschriebenen Golgischen Apparate angehören. — Wie sich der Apparat der Riechschleimhaut von *Tinca* im Flächenschnitt darstellt, ist in Fig. 22 zu sehen.

Auch Fauanas (9, 1912), dessen Arbeit infolge der Kriegzeiten mir unzugänglich ist, sieht, wie Duesberg (8, 1914) berichtet, im Riechepithel der Taube in den Bipolaren- und Stützzellen einen netzförmigen, an dem gegen die Oberfläche des Epithels gerichteten Pol des Kernes gelegenen Binnenapparat. In den Basalzellen findet Fauanas nur Körner und Stäbchen, die regellos im Cytoplasma zerstreut sind.

Es ist bei der Beschreibung des Chondrioms des Flimmerepithels erwähnt worden, dass im unteren Kernpol dieser Zellen des öfteren grössere und kleinere Schollen vorkommen, die in mikrochemischer Hinsicht sich analog den Chondriomiten verhalten, bisweilen aber als farblose Körper in konstanter Lagerung zu finden sind. Ihre Formveränderung und Wanderung vom unteren zum oberen Zellpol war dort ebenfalls festgestellt. Nun finden wir an sämtlichen Präparaten aus der Riechschleimhaut in den Flimmerzellen ganz ähnlich aussehende Bildungen von Osmiumsäure geschwärzt, in einer Ausbildung und Lagerung, die vollends für die Identität dieser Bildungen spricht.

Sämtliche Fixierungs-Methoden bewiesen zur Genüge, dass die Schollen weder Artefakte noch destruierte, verquollene oder granuliertte Apparatfäden darstellen. Dies geht zunächst schon daraus hervor, dass bei so tadelloser Fixierung, wie sie nach Sublimat-Osmium mit folgender Einwirkung von Osmiumsäure auftritt, und bei der die Fäden des Apparates der Riech-, Stütz- und Flimmerzellen mit einer ausserordentlichen Präzision zum Vorschein kommen, in denselben Zellen, in denen am oberen Pol Fäden vorhanden sind, am unteren Pol Schollen beobachtet werden, oder auch am oberen Pol nebeneinander Fäden und Tropfen von variabler Form, sehr oft im Zusammenhang mit den Fäden, die von ihrer Zartheit nichts eingebüsst haben.

Ferner bestätigen dies die Verhältnisse in den tieferen Zellschichten des Flimmerepithels, wo abwechselnd diskrete Fäden in den einen Zellen, in den angrenzenden wieder Schollen oder

Körner ausgebildet sind, wie aus Fig. 24 zu ersehen ist, schliesslich aber der Umstand, dass sie nach anderen Fixierungsweisen, die das Chondriom zum Vorschein bringen, ebenfalls vorkommen und sich sogar mit Säurefuchsin und Eisenhämatoxylin tingieren lassen, obgleich sie die Affinität zu diesen Farbstoffen nicht immer behalten. Dieses Verhalten, verbunden mit der konstatierten Widerstandsfähigkeit gegenüber der Terpenreaktion und Behandlung mit Sudan II, erlaubt, diese Schollen, Körner und Tropfen als Lipoidkörper zu betrachten, die jedoch vermöge der erwähnten Eigenschaften mehr der Substanz der Apparatfäden als des Chondrioms sich nähern, wofür auch der oft vorkommende unmittelbare Zusammenhang zwischen Kern und Faden zu sprechen scheint, wie auch die Tatsache, dass die Schwärzung der Schollen nicht gleichzeitig mit der Schwärzung anderer Teile des Chondrioms zustande kommt.

Den hier beschriebenen ganz ähnlichen Verhältnissen begegnen wir beim Studium des Golgi-Kopschischen Apparates sehr junger Axolotl-Exemplare und zwar in der Riechschleimhaut, den Haut-Sinnesorganen, der Macula acustica, sowie in den Leydigschen Zellen und vielzelligen Hautdrüsen. In der Riechschleimhaut eines 6—8 mm langen Tieres sind schon die Apparatfäden vorhanden, ausser ihnen aber sehr zahlreiche die besagten Schollen und Körner. Dasselbe ist in den jungen Sinnesknospen (Fig. 23) zu sehen, wo die Fäden eine derjenigen der Riechschleimhaut analoge Ausbildung zeigen, wenn auch die Lagerung der dickeren Lipidschollen hier nicht diese Konstanz aufweist, da sie zwischen den Fäden meist am oberen Zellpol auftreten. Wenn mithin die Existenz des Golgi-Kopschischen Apparates bei so jungen Tieren festgestellt werden muss, so ist dennoch zu bemerken, dass seine Ausgestaltung hier lange hinter derjenigen erwachsener Tiere zurücksteht, und wenn wir in den letzteren das Auftreten von Körnern und Schollen neben einer überwiegenden Anwesenheit von Fäden beobachteten, so ist bei sehr jungen Tieren das Verhältnis ein umgekehrtes. So finden wir z. B. in den vielzelligen Hautdrüsen des 8—9 mm langen Axolotls in sämtlichen Zellen den Golgi-Kopschischen Apparat ausgebildet in der Form kleiner Fädchen, die mit einem oder mehreren Körnern im Zusammenhange stehen. Wie in Fig. 36 zu sehen ist, befinden sich diese Anlagen des Apparates an dem

dem Lumen der jungen Drüse zugekehrten Kernpole. In entwickelten Drüsen, besonders in den grossen Riesenzellen, ist der Apparat in Form eines reich anastomosierenden Netzes, das eine perinukleäre Lagerung eingenommen hat, vorhanden. Die Balken dieses Netzes, wie aus Fig. 31 erhellt, können eine bedeutende Dicke erlangen, die Anastomosen erstrecken sich weithin in den Zellkörper zwischen die Sekretkörner, in desto dünneren Fäden endend, je entfernter sie sich vom perinukleären Teil des Apparates befinden. Die Netze sind intrazelluläre Bildungen, obgleich ihre Verzweigungen sich im basalen Zellteile oft bis an die Peripherie erstrecken. In den Knotenpunkten der Balken sind auch hier Körner und Schollen vorhanden, von denen aus zahlreiche Verzweigungen in den verschiedensten Richtungen ziehen. Die weitaus grösste Ausbreitung erlangt der Golgi-Kopschische Apparat in den grössten Zellen der Drüse und scheint er auch mit diesen Zellen gleichzeitig zu Grunde zu gehen. Neben degenerierenden Kernen solcher Zellen sind oft Fragmente des Binnenapparates zwischen Sekretkörnern anzutreffen (Fig. 32). Wie erwähnt wurde, befindet sich der Apparat in sämtlichen Zellen der Drüse, und wir können mit Rücksicht darauf, dass nicht alle Zellen in demselben Funktionsstadium sich befinden, und dass die Drüse auch oft mit jungen Ersatzknospen im Zusammenhang steht (Fig. 31), verschiedene Stadien des sich entwickelnden Apparates verfolgen. Wir konstatieren also zunächst, dass die Ausbildung des Apparates in den Zellen der Ersatzdrüse und den Schaltzellen derjenigen der embryonalen Drüse (Fig. 36) entspricht, indem hier wie dort kurze Fädchen in Verbindung mit Körnern zum Vorschein kommen, dass in den zu Drüsenzellen sich differenzierenden Zellen der Apparat eine perinukleäre Lage annimmt, dass er allmählich die Form eines Netzes erlangt. — Vielleicht geschieht das auf die Weise, dass die zuerst unabhängig voneinander sich differenzierenden und wachsenden Fäden und Körner nachher in Verbindung treten; oder es kommen die ersten Anlagen des Apparates zwischen die früher erwähnten Balken des die ganze Zelle ausfüllenden protoplasmatischen Fachwerkes — wo auch die Chondriosomen sich befinden — zu liegen, so dass ihre Entwicklung in bezug auf die Form von diesem Fachwerke gleichsam bestimmt wird, ähnlich wie wir es bei der Bildung der Langerhansschen

Netze annehmen. — Hierdurch wird jedoch die Frage, ob die erste sichtbare Anlage des Binnenapparates zugleich die alleinige und für seine weitere Entwicklung ausreichende ist, nicht entschieden.

Dass in der Entwicklung des Golgi-Kopschischen Apparates bisweilen eine Tendenz beobachtet werden kann, den Zonen des definitiven Auftretens der Plastosomen in erwachsenen Zellen zu folgen, ergibt das Studium des Apparates in den Leydigischen Zellen. In der sich entwickelnden Drüse finden wir hier an einem Kernpol (Fig. 35) eine kleine Anhäufung von Körnchen, die mit kurzen Fäden in Verbindung stehen. Die Kenntnis der morphologischen Ausbildung des Chondrioms in diesen Zellen ermöglicht die Unterscheidung dieser zwei Bildungen voneinander. In reifen Zellen, wo das Chondriom in den Resten der protoplasmatischen Balken als Chondriosomen erhalten bleibt, finden wir den Golgi-Kopschischen Apparat, wie aus den Fig. 33 und 34 zu ersehen ist, ebenfalls in dieser perinukleären Zone in der Form von kürzeren oder längeren Fäden, die in dichten Flechten den Kern allseitig umgeben, wenn auch gewöhnlich an einem Kernpol die Anhäufung der Fäden eine grössere ist. Nichtsdestoweniger stellen diese Bildungen auch hier voneinander unabhängige Zellstrukturen dar.

Die mit dem Alter und der Differenzierung der Zelle fortschreitende Komplikation des Apparates haben mehrere Autoren, so Golgi, Veratti (32, 1902), Holmgren (13, 1907), Weigl, Marcora u. a. festgestellt. Fauanas (9, 1912) (nach Duesberg [8, 1914] zitiert) sieht beim sechstägigen Hühnerembryo in der Achse der embryonalen Muskelfaser Körner und Stäbchen, die für ihn dem ersten Entwicklungsstadium entsprechen, und aus welchen sich das komplizierte Netz der erwachsenen Muskelfaser bildet.

Aus obigen Beobachtungen folgt zunächst, dass die morphologische Ausbildung des Apparates bei einem und demselben Tiere ebenso wie die des Chondrioms eine verschiedene ist. In den Sinnesepithelien fanden wir vorwiegend lange, der Form der Zellen in ihrem Verlaufe angepasste Fäden, während in den vielzelligen Hautdrüsen Netze ausgebildet waren. Dass aber letzteres Verhalten nicht etwas allgemein für Drüsenzellen Geltendes ist, beweisen einerseits die Leydigischen Zellen mit ihrem

verklumpten Apparat, in welchem die Unterscheidung einzelner Elemente oft auf Schwierigkeiten stösst, und die vielzelligen Drüsen der Riechschleimhaut (Fig. 17), in welchen der Apparat vorhanden ist, aber nur in Form loser Fäden, die bedeutend dicker als diejenigen der Sinnesepithelien oder der Hautdrüsen sind.

Man könnte ferner in der morphologischen Ausbildung des Apparates erwachsener Zellen bisweilen den Ausdruck gewisser, während der Entwicklung herrschender Lokalisationen des Cytoplasmas sehen, in dem Sinne, dass z. B. das Auftreten von Fachwerken im Plasma die Ausbildung des Apparates in der Netzform beeinflussen kann.

Es ist schliesslich in sämtlichen hierorts untersuchten Organen ausser dem Auftreten des Golgi-Kopschischen Apparates in der Form von feinen geschlängelten und gewundenen Fäden — sowohl bei erwachsenen, als auch sehr jungen Tieren — das Vorhandensein von grösseren oder kleineren Lipoidschollen beobachtet worden. Diese Bildungen, die als gewöhnliche Anhäufung oder in Form von Rosenkränzen sich gruppieren können, stehen fast überall in einem unmittelbaren Zusammenhang mit den Fäden des Golgi-Kopschischen Apparates, besonders in frühen Entwicklungsstadien, was die Vermutung, dass sie die Bildner dieser Fäden repräsentieren oder Reservestoffe für die Bildung der Fäden abgeben, nahe bringt, obwohl die Art und Weise wie dies geschieht, nicht konstatiert wurde. Andererseits weist ihr Verhalten gegenüber Reagentien und Tingierungen, welches in einem gewissen Stadium dem Chondriom analog ist, auf ihre Verwandtschaft mit der genannten Zellstruktur hin.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Józef Nusbaum-Hilarowicz, wie auch dem Dozenten Herrn Dr. Rudolf Weigl für ihre mannigfache Unterstützung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Beigel-Klaften, C., 1913: Regeneration des Geruchsorgans bei Cypriniden. Bulletin de l'acad. des sciences de Cracovie.
2. Bugnion, 1873: Recherches sur les organes sensitifs, que se trouvent dans l'épiderme du Protée et de l'Axolotl. Diss. Zürich.

3. Carrière, J., 1884: Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 24.
4. Champy, 1911: Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. Archives d'Anatomie microscopique, v. 13.
5. Cohn, T., 1895: Über Interzellularlücken und Kittsubstanz. Anatomische Hefte, V. Band, H. II.
6. Driesberg, J., 1910: Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. Arch. f. Zellforsch., Bd. 4.
7. Derselbe, 1912: Plastosomen, „Apparato reticolare interno“ und Chromidialapparat. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von Merkel und Bonnet.
8. Derselbe, 1914: Trophospongien und Golgischer Binnenapparat. Anatomischer Anzeiger, Ergänzungsheft zum 46. Band.
9. Fauanas, R. v., 1912, 1: El aparato endocelular de Golgi de la mucosa y bulbo olfactorios. Trab. Lab. Investigaciones biol. Univers. Madrid, vol. 10.
10. Firket, J., 1911: Recherches sur la genèse des fibrilles épidermiques chez le poulet. Anatomischer Anzeiger, Bd. 38.
11. Heidenhain, M., 1907: Plasma und Zelle, I. Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie usw.
12. Derselbe, 1911: Plasma und Zelle, II. Die kontraktile Substanz usw.
13. Holmgren, E., 1907: Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern, nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 71.
14. Hoven, H., 1910: Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Anat. Anz., Bd. 37.
15. Kolmer, W., 1910: Über Strukturen im Epithel der Sinnesorgane. Anat. Anz., Bd. 36 und Bd. 30, 1907.
16. Kull, H., 1913: Eine Modifikation der Altmannschen Methode zum Färben der Chondriosomen. Anat. Anz., Bd. 45.
17. Langerhans: Über die Haut der Larve von Salamandra maculata. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 9.
18. Leydig, F., 1868: Über Organe eines sechsten Sinnes. Nova acta Acad. Leop., Vol. 34.
19. Luna, E., 1913: Lo sviluppo dei plastosomi negli anfibii. Archiv f. Zellforschung, Bd. 11.
20. Malbranc, 1876: Von den Seitenlinien und ihren Sinnesorganen bei den Amphibien. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.
21. Mavas, J., 1909: La structure de la rétine ciliaire et la sécrétion de l'humeur aqueuse. Compt. rend. Assoc. Anat., Nancy.
22. Merkel, 1880: Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock.
23. Meves, Fr., 1907: Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filar-masse Flemmings. Anat. Anz., Bd. 31.

24. Derselbe, 1908: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 72.
25. Paulicki, 1884: Über die Haut des Axolotls. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 24.
26. Pfitzner, 1880: Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 6.
27. Regaud, A., 1909: Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein. Compt. rend. Soc. Biol.
28. Samsonow, N., 1910: Über die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns usw. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 75.
29. Schneider, C., 1908: Histologisches Praktikum.
30. Schultze, O., 1911: Über die Genese der Granula in den Drüsenzellen. Anat. Anz., Bd. 38.
31. Studnicka, F. K., 1909: Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anatomische Hefte, Bd. 39.
32. Veratti, E., 1902: Sulla fina struttura della fibra muscolare striata. Mem. R. Ist. Lomb.
33. Weigl, R., 1912: Vergleichend cytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschischen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II und III.

Sämtliche Abbildungen, die Fig. 27 ausgenommen, wurden mittels Reicherts Immersionssystem $\frac{1}{12}$ und Kompensationsokular 6, bei Zuhilfenahme des Abbeschen Zeichenapparats in Objekttischhöhe ausgeführt.

- Fig. 1. Längsschnitt durch eine Hautsinnesknospe aus der Kopfreion. Sublimat + Osmiumsäure, Bleichung mittels Kalihypermangan und Oxalsäure, nachher Eisenhämatoxylin.
- Fig. 2. Sinneszellen einer Knospe eines 6–8 mm langen Axolotls. Carnoy-Eisenhämatoxylin.
- Fig. 3. Peripherer Teil einer Hautsinnesknospe eines 8 mm langen Axolotls. Altmannsche Methode, Tinktion nach Kull.
- Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch eine Hautsinnesknospe eines 6–8 mm langen Axolotls. Champys Mischung, Tinktion nach Kull.
- Fig. 5. Medianer Längsschnitt durch eine Hautsinnesknospe eines 8–10 mm langen Axolotls. Sublimat + Osmiumsäure, Bleichung, Eisenhämatoxylin.
- Fig. 6. Längsschnitte (lateral und median) durch junge Leydigische Zellen. Carnoy-Eisenhämatoxylin.
- Fig. 7. Oberflächenschnitt durch eine junge Leydigische Zelle. Champys Mischung, Tinktion nach Kull.
- Fig. 8. Drei Epithelzellen aus der Haut eines 6–8 mm langen Axolotls. Fixierung wie in Fig. 7.

- Fig. 9, 10, 11. Entwicklungsstadien der Leydig'schen Zellen. Granulabildung und Anlage des Langerhansschen Netzes. Fixierung und Tinktion wie die frühere Figur.
- Fig. 12. Erwachsene Leydig'sche Zelle. Das Langerhanssche Netz von Säurefuchsin nicht tingiert. Behandlungsweise wie in den früheren Figuren.
- Fig. 13. Embryonale Anlage des Geruchsorgans. Die Sinnesplatte mit zwei Flimmerzellen. Chondriosomen in Riech- und Stützzellen.
- Fig. 14. Riechepithel eines etwa ein Jahr alten Axolotls. Champys Mischung. Eisenhämatoxylin.
- Fig. 15. Macula acustica eines 7—8 mm langen Axolotls. Champys Mischung. Tinktion nach Kull. Chondriomiten in Haar- und Stützzellen.
- Fig. 16. Oberflächenschnitt durch eine junge Leydig'sche Zelle. Regelmässig gebautes Langerhanssches Netz aus dünnen Balken. Sublimat-Osmium. Bleichung, Eisenhämatoxylin.
- Fig. 17. Vielzellige Drüse der Riechschleimhaut. Golgi-Kopsch'scher Apparat. Sublimat + Osmium — Kopsch.
- Fig. 18. Junge vielzellige Hautdrüse eines 8—10 mm langen Axolotls. Protoplasmatisches Netz mit eingelagerten Chondriosomen. Champys Mischung. Tinktion nach Kull.
- Fig. 19. Isolierte Flimmerzelle aus der Riechschleimhaut. Chondriomiten in zwei Regionen. Lipoidscholle am unteren Kernpol. Behandlungsweise wie in Fig. 18.
- Fig. 20. Oberflächenschnitt durch die Haut eines etwa 1 Jahr alten Axolotls. Champys Mischung. Eisenhämatoxylin.
- Fig. 21. Längsschnitt durch die Riechschleimhaut bei *Tinca vulgaris* Cajals I. Methode modifiziert. Golgi-Kopsch'scher Apparat.
- Fig. 22. Flächenschnitt durch dieselbe Riechschleimhaut. Behandlung wie in Fig. 21.
- Fig. 23. Junge Sinnesknospe eines 8—10 mm langen Axolotls. Golgi-Kopsch'scher Apparat. Fäden und Schollen. Sublimat und Osmiumsäure — Kopsch.
- Fig. 24. Flimmerepithel aus der Riechschleimhaut. Golgi-Kopsch'scher Apparat. Fäden und Schollen, die vom unteren Pole des Kernes dem oberen Pole zuwandern. Zusammenhang zwischen kleinen Schollen mit Fäden. Behandlungsweise wie oben.
- Fig. 25. Querschnitt durch das Riechepithel. Periphere Lage der Apparatfäden in den einzelnen Zellen. Behandlungsweise wie in Fig. 23.
- Fig. 26. Riechepithel vom älteren Axolotl. Golgi-Kopsch'scher Apparat in Riech- und Stützzellen.
- Fig. 27. Riechepithel mit angrenzenden Flimmerzellen. Golgi-Kopsch'scher Apparat. System 6, Okular 4.
- Fig. 28. Basaler Teil des Riechepithels. Lipoidschollen und Fäden.
- Fig. 29. Zwei Schichten von Zellen im Flimmerepithel der Riechschleimhaut. In demselben Niveau abwechselnd Fäden und Schollen.
- Fig. 30. Isolierte Stützzelle aus dem Riechepithel. Lage der Apparatfäden.

- Fig. 31. Medianer Längsschnitt durch eine vielzellige Drüse eines älteren Axolotls im Zusammenhang mit einer Ersatzdrüse. Entwicklung des Golgi-Kopschischen Apparates.
- Fig. 32. Längsschnitt durch eine Hautdrüse des Axolotls (lateral).
- Fig. 33, 34. Medianer Schnitt durch die Leydig'schen Zellen. Golgi-Kopschischer Apparat in älteren, erwachsenen Zellen.
- Fig. 35. Junge Leydig'sche Zelle. Anlage des Golgi-Kopschischen Apparats.
- Fig. 36. Anlage einer vielzelligen Drüse eines 8—10 mm langen Axolotls. Lumen der Drüse kaum sichtbar. Lage des Apparates an dem gegen das Lumen gerichteten Kernpol.
- Fig. 37. Längsschnitt durch die macula acustica. Golgi-Kopschischer Apparat in den Haar- und Stützzellen.

Behandlungsweise der Fig. 25 — 37 wie in Fig. 23.

Neutralviolett extra.

Von

P. G. Unna und L. Golodetz.

Hierzu Tafel IV.

Inhalt:

	Seite
Einleitung	69
I. Die NV-Färbung frischen tierischen Gewebes.	
1. Mäuseschnauze	71
2. Mäuseschwanz	74
3. Kaninchenniere	76
4. Mäuselunge	79
5. Mäuseleber	82
6. Muskel-Sehnen-Ansatz vom Rinde	83
II. Die NV-Färbung gekochten tierischen Gewebes.	
1. Allgemeines	83
2. Niere des Kaninchens	85
3. Leber des Kaninchens, Pankreas, Parotis, Submaxillaris und Sublingualis des Pferdes	87
III. Die NV-Färbung von Gewebsflüssigkeiten.	
1. Eiereiweiss	90
2. Muskel	90
3. Andere Organsäfte	92
IV. Die NV-Färbung fester organischer Stoffe	93

Einleitung.

Die folgenden Mitteilungen haben den Zweck, die Histologen auf einen neuen Farbstoff, das Neutralviolett extra (vorrätig bei Dr. Hollborn, Leipzig), aufmerksam zu machen, welcher mühelos über wichtige chemische Eigenschaften des Gewebes orientiert. In der Histologie gehört die Zukunft denjenigen Farbstoffen und Farbgemischen, welche dem Beschauer die Bestandteile des Gewebes bereits in bestimmten Richtungen chemisch analysiert vorführen. Unter diesen darf das Neutralviolett extra eine der ersten Stellen beanspruchen.

Das Neutralviolett extra hat gar nichts zu tun mit dem von N. O. Witt 1880 entdeckten eigentlichen Neutralviolett, welches das Chlorhydrat des Dimethyldiamidophenazins ist. Nach einer

uns zugegangenen privaten Mitteilung besteht es aus zwei basischen Farbstoffen, Neutralrot ¹⁾ und Neublau ²⁾, im Verhältnis von etwa 1 Blau zu 2 Rot, welche ganz verschiedene Affinitäten zu den Gewebselementen besitzen und daher den Gewebsschnitt unmittelbar polychrom anfärben. Da ja weitaus die meisten Elemente der Gewebe aus sauren Eiweissverbindungen bestehen und somit fast alle eine generelle Verwandtschaft zu allen basischen Farben besitzen, so wäre die Entstehung einer solchen Polychromie bei Benutzung eines Gemisches von zwei basischen Farben garnicht verständlich, wenn die Affinität der basischen Farbstoffe sich eben nur auf ihre Basizität gründete. Wir wissen aber heute, dass ihre Empfindlichkeit für reduzierende oder oxydierende Eigenschaften des Substrats eine weitere und häufig entscheidende Rolle spielt. So ist z. B. Methylgrün ausserstande, stark reduzierende Gewebsteile, wie Muskeln, Hornsubstanz etc., anzufärben, und überlässt daher in einer Mischung mit einer weniger reduktionsempfindlichen Farbe diese Elemente seinem Begleiter ³⁾, z. B. dem Pyronin.

Dass wir es bei dem Neutralviolett extra mit einer Mischung derartig verschiedener Farben zu tun haben, darauf brachte uns nach den ersten tastenden Versuchen die Wahrnehmung, dass frisch dem Gewebe entnommene Gefrierschnitte sich ganz anders und viel farbkraftiger färbten als Alkohol-Celloidin-Schnitte desselben Gewebes. Was dem Gewebe bei dieser Fixation verloren geht, ist, abgesehen von bestimmten leichtlöslichen Eiweissstoffen, Lipoiden usf., in erster Linie aller freie Sauerstoff. Diese Wahrnehmung führte mithin zu einem Vergleich des Neutralvioletts extra mit den Reagentien des Sauerstoffnachweises in den Geweben, dem Rongalitweiss und Permanganat, und dieser Vergleich erwies sich als ungemein fruchtbar für das Verständnis des Neutralviolett extra als eines histochemischen Analysators.

Das „Neutralviolett extra“ (im folgenden kurz mit NV bezeichnet) wird von uns in $\frac{1}{2}\%$ wässriger Lösung angewandt. Die Gewebsschnitte — und hierzu eignen sich nur frische, mit dem Gefriermikrotom gewonnene Schnitte — kommen in die

¹⁾ Neutralrot gehört zu den Azinen.

²⁾ Neublau gehört zu den Oxazinen.

³⁾ Unna: Die Bedeutung des Sauerstoffs in der Färberei. Derm. Studien (Erg. zur Derm. Woch.), Bd. 22.

Farbe auf etwa 5—10 Minuten. Alsdann bringt man sie in Leitungswasser zum Abspülen, wo sie zunächst dunkelviolettrötlich und überfärbt aussehen, ohne bei längerem Verweilen im Wasser sich weiter zu entfärben. Erst wenn die Schnitte in Alkohol kommen, beginnt die Differenzierung, indem alle überschüssige Farbe — und zwar handelt es sich dabei fast nur um das überschüssige Neutralrot in gelber, weil alkoholischer Lösung — aus dem Schnitt ausgewaschen wird. Dann erst erscheinen die Gewebeelemente in der Färbung, welche ihrer Affinität zu einem der beiden Farbstoffe entspricht. Auf diese Weise entstehen blaue und rote „Orte“ im Gewebe. Man hat etwa den gleichen Eindruck, wie wenn man eine belichtete photographische Platte in eine Entwicklerflüssigkeit bringt und diese so lange einwirken lässt, bis das Bild sichtbar wird. Auch in unserem Falle „entwickelt“ der Alkohol die blauen und roten „Orte“ und gibt uns so ein topographisches Bild der Farbaaffinitäten. Man könnte nun denken, dass ein geringerer Zusatz des Neutralrots von vornherein zweckmässiger wäre, wenn doch ein grosser Teil desselben durch den Alkohol wieder entfernt wird. Das ist jedoch nicht richtig. Es muss eine grössere Quantität des Neutralrots gleichzeitig mit dem Neublau einwirken, wenn dasselbe mit den „roten“ Orten sich alkoholfest verbinden soll. Andernfalls erhält man eine violette Mischfarbe an Stelle der „roten“ Orte und keine einfache und durchsichtige Farbverteilung. Übrigens darf das Differenzieren in Alkohol auch nicht übertrieben werden, da sonst das Rot auch an den „roten“ Orten leidet. Meist genügt ein Hin- und Herbewegen des Schnittes im Alkohol während 10—15 Sekunden. Sieht man, dass keine gelben Farbwolken mehr abgegeben werden, so bringt man den Schnitt in Bergamottöl und montiert denselben sogleich auf dem Objektträger in Balsam.

I. Die NV-Färbung frischen tierischen Gewebes.

1. Mäuseschnauze. (Fig. 1.)

Das lehrreichste Material liefern Gefrierschnitte von der Haut der Schnauze von Ratten und Mäusen, da hier auf einem kleinen Raume Gewebe von verschiedenster chemischer Zusammensetzung sich dicht zusammendrängen: Haarbälge, Deckepithel und Hornschicht, Muskeln, Nervenstämmchen, Mastzellen und Knorpel.

Die auffälligste Färbung bieten die glatten und quergestreiften Muskeln (m), welche von unten in die Cutis einstrahlen und einen grossen Teil derselben bis zum Papillarkörper in breiten und feineren Zügen erfüllen. Sie sind im Gegensatz zum hellen, absolut ungefärbten Bindegewebe grünlichblau gefärbt und diese Färbung arbeitet so genau, dass auch die feinsten Muskelfasern (z. B. in den Gefässen) sich deutlich mit blauer Farbe abheben.

In zweiter Linie zeichnen sich durch auffallende Färbung und besonders reiches Vorkommen die Mastzellen (ma) aus, welche scharenweise in dunkelbraunroter Färbung die von den Muskeln freigelassenen Hautstellen durchziehen. Eine genauere Untersuchung lehrt, dass sie vorzugsweise um die grossen subkutanen und kutanen, schwach bläulich gefärbten Nervenstämme (n) gelagert sind, die, wie bereits in einer früheren Arbeit mitgeteilt wurde¹⁾, von grossen Mastzellen geradezu begleitet und sogar durchsetzt werden.

Die Kerne (k) sowohl der blauen Muskeln wie der hellvioletten Nerven sind ausnahmslos rotviolett gefärbt, ebenso wie die Kerne des ganz farblosen, weichen oder rötlichen festeren Bindegewebes.

In bezug auf die Vorliebe für das Blau des Neutralvioletts schliesst sich an die Muskeln das Protoplasma aller Epithelzellen an. Die Stachelschicht der Haarbälge ist deshalb bei schwacher Vergrösserung rein blau gefärbt und ohne den grünlichen Stich der Muskeln, besonders dunkelblau aber die grosszellige Stachelschicht (st) der Tasthaare (Sinushaare). Bei stärkerer Vergrösserung gewahrt man in diesen blauen Massen eingeschlossen erst die rotvioletten bläschenförmigen Epithelkerne. Überall, wo die Epithelien protoplasmaärmer sind, wie in den Lanugohaarbälgen, den unteren Balgteilen der Sinushaare, den Keimschichten und den Talgdrüsen, tritt die blaue Farbe zurück zugunsten des Rots und Rotvioletts der Kerne.

Ausser in den roten und rotvioletten Kernen und Mastzellen findet sich das Rot in besonderer Reinheit und Stärke in dem Knorpel der Schnauze, sodann in der Wurzelscheide (wu) und in einer oberflächlichen Hornschichtlage (h).

¹⁾ Unna: Die Sauerstofforte und Reduktionsorte. Eine histochemische Studie. Arch. f. mikrosk. Anat. 1915, Bd. 87, Abt. I, S. 96.

Stellt man diese Tatsachen in Form einer Tabelle zusammen und zugleich die Tatsachen über Reduktion und Oxydation der Hautelemente daneben, so ergibt sich eine schlagende Analogie zwischen den Manganbildern und dem Blau der Neutralviolettbilder einerseits und den Rongalitweissbildern und dem Rot der Neutralviolettbilder andererseits. Muskeln, Epithelprotoplasma, Nerven und rote Blutkörperchen sind auf dem Manganbilde braun, auf dem Neutralviolettbilde blau; Kerne, Mastzellen und Knorpel auf dem Rongalitweissbilde blau, auf dem Neutralviolettbilde rot. Die erstgenannten Elemente färben sich weder mit Rongalitweiss, noch mit dem Rot des Neutralvioletts, die letztgenannten bleiben angefärbt im Manganbilde und ungebläut durch Neutralviolett.

	Reduktions- bild durch Kali- permanganat	Bild der reduzierenden oxydierenden sauren Elwiisse sauren Elwiisse durch das		Oxydations- bild durch Rongalit- weiss
		Blau des Neutralvioletts	Rot des Neutralvioletts	
Muskeln	++	++	0	0
Epithelprotoplasma	++	++	0	0
Rote Blutkörperchen	+	+	0	0
Nerven	+	+	0	0
Kerne	0	0	++	++
Mastzellen	0	0	+++	+++
Knorpel	0	0	+++	+++
Wurzelscheide	++	0	++	0
Oberflächliche Hornschicht	+	0	+	0

Man hat im Neutralviolettbilde also gleichsam die im Manganbilde und Rongalitweissbilde getrennten und sich ergänzenden Farbreaktionen zu einem Gesamtbilde vereinigt und kann in diesem schon allein aus dem Blau die Reduktionsorte, aus dem Rot die Sauerstofforte erschliessen. Die weitere Analyse anderer Organbilder wird diese Schlussfolgerung im allgemeinen bestätigen und dadurch der Neutralviolettfärbung einen hervorragenden Platz unter den chemisch wertvollen Färbungen sichern. Aber unsere Tabelle der Hautelemente zeigt auch, dass es bemerkenswerte

und lehrreiche Ausnahmen gibt. Die Wurzelscheide nämlich und die oberflächliche Lage der Hornschicht zeigen das paradoxe Verhalten, dass hier das Manganbraun nicht mit dem Blau, sondern mit dem Rot des Neutralvioletts Hand in Hand geht (siehe Tabelle). Es steht über jedem Zweifel erhaben fest, dass die Wurzelscheide und die Endschicht der Hornschicht Kalpermanganat stark reduzieren, also zu den hervorragenden Reduktionsorten gehören und doch bevorzugen sie in dem Neutralvioletts das Rot, das sonst im allgemeinen von den Sauerstofforten fixiert wird. Die Erklärung für dieses paradoxe Verhalten wird wohl auf Grund der Tatsache zu suchen sein, dass diejenigen Sauerstofforte der Haut, welche das Rot in besonders hohem Grade speichern, gleichzeitig die sauersten Eiweisse dieses Gewebes beherbergen, nämlich die Kerne, die Mastzellen und der Knorpel. Das Rot wird mithin — im Gegensatz zu dem Blau — gerade von stärksten Säuren des Gewebes angezogen und fixiert und diese Affinität scheint so stark zu sein, dass sie das Rot nicht nur an die Gewebe mit Überschuss von Sauerstoff fixiert, sondern auch an stark saure Elemente, bei denen die Reduktion vorwaltet. Dann würde bei der Auslese der Farben im Gewebe allerdings in erster Linie die Stärke der Säure in demselben massgebend sein und nur weil die stark sauren Gewebe zugleich gewöhnlich Schutzorte des Sauerstoffs sind, das Rot in den meisten Fällen auch einen Indikator für die Sauerstofforte abgeben. Wie in allen ähnlichen Fällen wird die schliessliche Aufklärung dieses paradoxen Verhaltens auch hier von dem mit tinktorieller Vergleichung einhergehenden Abbau der betreffenden Gewebselemente zu erwarten sein, d. h. von ihrer chromolytischen Analyse.

2. Mäuseschwanz. (Fig. 2.)

Eine ähnlich bevorzugte Hautregion wie die Schnauze ist der Schwanz von Ratten und Mäusen. Hier treffen wir auf jedem Querschnitt ausser Deckepithel und Haarbälgen, Muskeln, Nerven und Mastzellen noch zahlreiche Sehnen und im Zentrum des Schnittes den durchschnittenen knöchernen Wirbel. Alle diese Elemente sind hier durch eine feste, ziemlich dicke Hornschicht zusammengehalten und fest zusammengepresst und finden sich daher in regelmässigen konzentrischen Kreisen um die knöcherne Achse angeordnet.

An mit Neutralviolett gefärbten Gefrierschnitten zeigt die Hornschicht in der oberflächlichen Endschicht (e) eine rote Färbung, die mittlere Schicht ist farblos, die basale Schicht (b) dunkelblau. Blau ist auch die darauffolgende, flach ausgebreitete, ziemlich breite Platte der Stachelschicht, rotviolett dagegen durch Überwiegen junger Kerne die Keimschicht. Ein epitheliales Leistennetz und demgemäss ein welliger Papillarkörper fehlen, wie bei allen unter vertikalem Druck stehenden Deckepithelien. Derselbe Druck hat zur Folge, dass die Haarbälge (h) stark verkürzt sind und in regelmässige Gruppen zu je drei Haarbälgen eng zusammenrücken, welche durch mehr oder minder breite, haarlose Zwischenräume getrennt sind. In den Haarbälgen gewahrt man trotz ihrer Kleinheit das Blau der Stachelschicht und zuweilen auch das Rot der Wurzelscheide.

Nach innen auf den Ring der Haarbälge folgt eine dünne Schicht Bindegewebe mit äusserst vielen, rotbraunen, grossen Mastzellen (ma). Sodann kommt ein für den Schwanz besonders charakteristischer Ring, der aus vier getrennten Gruppen von quergeschnittenen Muskeln (m), Nervenstämmen (n) und Sehnen (s) besteht. In jeder dieser Gruppen finden sich auf ein Muskelbündel und einen oder zwei grössere Nervenstämmen etwa 7—12 und mehr Sehnenbündel von rundem oder ovalem Querschnitt. Die Muskeln sind grünlichblau, die Nerven schwach violett, die Sehnen gelblich gefärbt, alle Kerne dunkelviolett. Hier und da erscheint zwischen den normalen Sehnenquerschnitten ein Segment mit Zeichen der beginnenden Verknöcherung der Sehne.

Die genannten vier Gruppen bilden keinen geschlossenen Ring, sondern lassen zwischen sich bindegewebige Zwischenräume, in denen die Querschnitte grösserer Arterien (a) und Venen sichtbar werden, die von einer grossen Anzahl Mastzellen (ma) umgeben sind. Der peripher davon liegende, kontinuierliche Mastzellenring sendet also gleichsam breite Fortsätze mit vielen Mastzellen zwischen die Muskel-, Nerv- und Sehnenbündel nach innen bis zum Periost.

Das Zentrum aller dieser konzentrischen Kreise von Deckepithel, Haarbälgen, Mastzellen und Muskel-, Nerv- und Sehnenbündeln bildet der Schwanzwirbel, dessen Querschnitte sehr vielgestaltig, meistens rundlich, vier- oder fünfeckig und vielfach mit flachen Einbuchtungen versehen sind, zur Aufnahme der

ebengenannten breiten Bündel. Die Knochensubstanz (kn) ist leicht gelblich gefärbt mit tief dunkelroten, massigen Einsprengungen von Knorpel (kp) und verkalktem Knorpel (kp¹), von denen erstere durchscheinend, letztere undurchsichtig sind.

Auch hier am Schwanz verteilen sich also die Komponenten des Neutralvioletts derartig im Gewebe, dass das Blau die Reduktionsorte: Stachelschicht, Muskeln und etwas auch die Nerven färbt, das Rot die Sauerstofforte: Kerne, Mastzellen und Knorpel. Die Wurzelscheide und die oberflächliche Hornschicht zeigen wieder das paradoxe Rot, während — deutlicher als an der welligen Hornschicht der Schnauze — die basale Hornschicht dunkelblau gefärbt ist und daher mit der ebenfalls blau gefärbten Stachelschicht zusammenfließt.

Es möge hier die Bemerkung gestattet sein, dass diese tinktorielle Dreiteilung der Hornschicht übereinstimmt mit der von Unna schon 1875 nach Pikrokarmine- und Osmiumbildern gegebenen Dreiteilung der Hornschicht in basale, mittlere Hornschicht und Endschicht. Die blaue Färbung der basalen Hornschicht erklärt sich jetzt aus ihrem Gehalt an Eleidin, welches ein Albumin darstellt. Denn wie wir noch sehen werden, färbt sich überall das Albumin mit Neutralviolett blau.

Zu dem ungefärbten Bindegewebe gesellen sich in Neutralviolettbildern des Schwanzes nunmehr noch die fast farblosen Bestandteile: Knochen (kn) und Sehne (s).¹⁾ Diese beiden Elemente stellen auch dem Rongalitweiss und Permanganat gegenüber ebenso indifferente Gebilde dar.

3. Kaninchenniere. (Fig. 3a und 3b.)

In der Niere unterscheidet man bekanntlich drei Zonen, welche sich schon an der Leiche makroskopisch durch ihren verschiedenen Gefässinhalt unterscheiden. Der Halbierungsschnitt zeigt die Rinde, das Mark und die zwischen beiden gelegene breite Grenzschicht in verschiedenen Farbtönen. Auch an Gefrierschnitten durch den mittleren Teil einer Kaninchenniere, die der Halbierungsebene parallel geführt werden und die kein Blut mehr enthalten, erzeugt die NV-Färbung doch einen analogen makro-

¹⁾ Bindegewebe, Sehne und Knochen nehmen bei dieser Färbung meistens einen ganz schwach gelblichen Ton an, der die Bedeutung einer ganz schwachen metachromatischen Neutralrotfärbung hat.

skopischen Farbenkontrast der Zonen. Die Rinde ist dunkelblau, Grenzschicht und Mark dunkelviolet; falls man stärker entfärbt hat, ist die Rinde grünlichblau, die Grenzschicht rotviolett und das Mark violett oder bei mässiger Vergrösserung blau und rot gestreift.

Die mikroskopische Analyse ergibt, dass dieser Farbenkontrast bei NV-Färbung des Nierenschnittes auf dem Blau oder Grünlichblau des Protoplasmas und dem Rotviolett der Kerne beruht. Die Gewebelemente, in denen das Protoplasma gegenüber den Kernen an Masse zurücktritt, erscheinen dadurch rot oder rotviolett, so die Glomeruli, die Blutkapillaren und die dünnen Schenkel der Henleschen Schleifen. Wo hingegen das Protoplasma vorwaltet, wie in den gewundenen Harnkanälchen, den dicken Schenkeln der Henleschen Schleifen und den Schaltstücken, erscheint das Gewebe, je nach Stärke der Entfärbung, dunkelblau, blaugrün oder grünlich. Wo endlich Kern und Protoplasma (bzw. glatte Muskeln) sich die Wage halten, wie in den Arterien, Venen und grossen Sammelröhren, ist die Färbung rötlich- oder bläulichviolett.

So erklärt es sich, dass die äusserste Peripherie der Rinde, welche fast nur aus Schaltstücken besteht und keine Glomeruli aufweist, ein reines Blau oder Blaugrün aufweist.

Die Hauptmasse der Rinde zeigt bei der NV-Färbung eine verschiedene Färbung ihrer radiären Sektoren, die wir (nach Ludwig) Markstrahlen und Labyrinth nennen wollen. Im Labyrinth waltet wegen der Zusammensetzung aus gewundenen Kanälen (wu) und Schaltstücken das Blau vor, von dem sich bei schwacher Vergrösserung nur die Glomeruli (g) als rote, runde Körner und bei stärkerer Vergrösserung auch die Kapillaren als schmale rote Streifen abheben. Die Markstrahlen (mk) der Rinde, deren Hauptmasse aus den dicken Schenkeln der Henleschen Schleifen besteht, erscheinen wegen der vielfachen Einsprengung roter und rotviolettgefärbter Elemente, nämlich der dünnen Schenkel der Henleschen Schleifen und der Blutkapillaren violett; die grösseren Blutgefässe und Sammelröhren in den Markstrahlen tragen trotz ihres Kernreichtums weniger zu dieser roten Nuance des Violetts bei, da erstere blau gefärbte glatte Muskeln, letztere ziemlich viel Protoplasma, wenn auch nicht so viel wie die dicken Schenkel der Henleschen Schleifen, enthalten.

In der Grenzschicht (Fig. 3 b, gr) fehlt das blaufarbte Element der gewundenen Kanäle und Schaltstücke; daher die mehr ins Rote spielende violette Farbe. Das Rot tritt am stärksten hervor in der peripheren, direkt an die Rinde grenzenden Schicht wegen ihres Reichtums an grösseren arteriellen und venösen Kapillaren, die bekanntlich ihren Ausgangs- und Sammelpunkt in den mittleren Gefässbögen der Niere besitzen, viel reicher an Kernen als an Protoplasma sind und nur spärliche Muskeln aufweisen. Die übrige Masse der Grenzschicht erscheint bei schwacher Vergrösserung bläulich- und rötlichviolett gestreift, indem das Blau von den breiten Schenkeln und Sammelröhren, das Rot von den dünnen Schenkeln und Blutkapillaren herrührt. Auch in das Mark und die Papille (pa), in welche die Henleschen Schleifen nicht mehr hineinreichen, setzt sich die blaue und rote Streifung fort. Hier liefern nur noch die Sammelröhren allein das Blau, die Kapillarkerne des Bindegewebes dazwischen das Rotviolett.

Die Kontraste im Nierengewebe zwischen der blauen Färbung einerseits, der rotvioletten andererseits erinnern wiederum sehr an die gegensätzlichen Reduktions- und Oxydationsfärbungen der Niere mittels Kalipermanganat und Rongalitweiss, wie sie in diesem Archiv Bd. 87, Abt. 1, Taf. XI, Fig. 43—47 durch Abbildungen erläutert sind. Dort ist das Protoplasma der Nierenelemente je nach der Stärke seines Reduktionsvermögens gebräunt, am tiefsten in den gewundenen Harnkanälen, weniger in den geraden (Schleifen und Sammelröhren) und am wenigsten in den Glomeruli. Vergleichen wir die entsprechenden Bilder dort und hier, so sehen wir, dass die Stärke des Blaus bei der Färbung mit NV der des Manganbrauns ziemlich parallel geht. Das heisst mit anderen Worten, dass nur das reduzierende Eiweiss der Gewebsteile in der Niere das Blau aus dem NV der Alkoholentfärbung gegenüber zu fixieren vermag. Umgekehrt entsprechen die durch Rongalitweiss gebläuten Teile den durch NV rot gefärbten, und zwar die dunkelblau gefärbten Kerne der Glomeruli und Blutkapillaren dort den dunkelrot gefärbten hier, dann die blau gefärbten Kerne der geraden Harnkanäle dort den rotvioletten hier und endlich die blassblau gefärbten der gewundenen Harnkanäle und Schaltstücke den violetten bei der NV-Färbung. Auch hier lässt sich der (umgekehrte) Schluss rechtfertigen, dass

das Rot des NV von den Sauerstofforten um so kräftiger fixiert wird, je stärker ihr Oxydationsvermögen für Rongalitweiss ist.

Die NV-Färbungen bilden also in allen bisher betrachteten Organen eine willkommene Bestätigung der Rongalitweissfärbungen; ja, sie ergänzen dieselben in mancher Beziehung, insofern sie vermöge der einzeitigen rotblauen Doppelfärbung noch feinere Differenzen im Gewebe aufdecken. Während bei der Rongalitweissfärbung nur Quantitätsunterschiede des einfachen Blaus das Oxydationsvermögen der Gewebselemente bekunden, gibt das NV für dieses eine Reihe verschiedener Farbtöne vom reinen Dunkelrot durch Rotviolett bis zum einfachen Violett. Die letzteren Farbtöne bezeugen nämlich eine zunehmende Fixierung des Blaus neben der des Rots, also einen zunehmenden Gehalt an reduzierendem Eiweiss neben dem oxydierenden.

In dieser Beziehung sind besonders die dünnen Schenkel der Henleschen Schleifen von Interesse, deren Epithelien in sehr wenig farbschwachem Protoplasma dunkelrote, alternierende Kerne aufweisen und dadurch ungewöhnlich deutlich hervortreten. Offenbar hat diese Färbung eine Bedeutung; sie beweist, dass selbst die dünnen Schenkel der Henleschen Schleifen, denen man bisher nur die mechanische Rolle eines verbindenden Kanalsstücks zuwies, noch eine chemische Rolle bei der Harnabsonderung spielen. Wenn schon alle geraden Kanäle (Schleifen und Sammelröhren) vermöge ihres relativen Kernreichtums neben Protoplasmaarmut auf den vorbeifliessenden Harn oxydierend einwirken, so sind offenbar die dünnen Schleifenschenkel ganz besonders hierfür geeignet, da ihr Epithel verschwindend wenig reduzierendes Protoplasma führt, während die sich durch NV rot färbenden Kerne in das Lumen bauchig vorspringen, also mehr als alle anderen Kerne der geraden Harnkanäle mit dem Harn in unmittelbare Berührung treten. Die dünnen Schleifenschenkel haben also offenbar die Funktion, dem Harn nach dem Durchlaufen der stark reduzierenden gewundenen Kanäle und vor dem Eintritt in die ebenfalls stark reduzierenden Schaltstücke frischen Sauerstoff zuzuführen.

4. Mäuselunge. (Fig. 4.)

Nach dem bisher gefundenen Parallelismus zwischen dem Gegensatz von Blau und Rot des NV einerseits und dem Gegensatz der Rongalitweiss- und Permanganatfärbung andererseits ist ein

besonders lehrreiches Kontrastbild auch bei der NV-Färbung des Lungen-Gefrierschnitts zu erwarten. In der Tat gewähren hierbei diejenigen Orte des Schnittes, an welchen Bronchien und Lungengefässe getroffen sind, zusammen mit dem umliegenden Alveolargewebe der Lunge prächtige Farbenkontraste.

Als ein dunkelrotviolett, gefaltetes Band bekleidet das Bronchialepithel (br) die gesamte Luftröhrenoberfläche. Es ist in den grösseren Bronchien zunächst umgeben von einer dünnen hellen Bindegewebsschicht mit rotvioletten Kernen, sodann von einer dünnen blauen Muskelschicht (mu). Nach aussen von dieser folgen an einzelnen Stellen der Peripherie kernreiche Lymphfollikel (l) und Knorpelspangen (kn), beide in tief dunkelroter Farbe.

Das Alveolargewebe (al) ist monoton violett gefärbt lediglich durch die rotviolette Färbung der Kerne aller Alveolen und Blutkapillaren. Die Zellen sind nahezu farblos, ebenso das Binde- und elastische Grundgewebe.

An den grossen begleitenden Pulmonalarterien (a) dominiert völlig die blaue Farbe der Muskulatur; die eingestreuten Kerne sind rotviolett. An den mit noch etwas grösseren Lichtungen versehenen, viel dünnwandigeren Pulmonalvenen (v) ist die blaue, muskuläre Media viel schwächer.

Vergleichen wir hiermit die früher erhobenen Befunde der Sauerstoff- und Reduktionsorte von einer Lunge des Kaninchens (dieses Archiv Bd. 87, Abt. 1, Taf. XI, Fig. 41 und 42).¹⁾ Es findet sich dort eine Folge von drei Stufen: 1. Bronchialepithel mit Lymphfollikeln und Knorpeln, 2. Alveolargewebe, 3. Lungenarterie. Durch Rongalitweiss färbt sich 1. dunkelblau, 2. blau, 3. hellbläulich; durch Kalipermanganat: 1. hellbräunlich, 2. braun, 3. dunkelbraun. Mithin entspricht die stufenweise in dieser Reihenfolge abnehmende Färbung der Sauerstofforte genau der stufenweise zunehmenden Färbung der Reduktionsorte.

¹⁾ Dieser Vergleich ergibt nebenbei, dass die dortigen Querschnitte eines grossen Lungengefässes solche von Lungenarterien, nicht von Lungenvenen sind, wofür ich sie wegen der beträchtlichen Weite des Lumens gehalten habe. Es sprach übrigens schon damals für die Deutung als Lungenarterie die starke Muskularis und die extreme Sauerstoffarmut, Eigenschaften, die für die Lungenarterie besser passen als für die Lungenvene.

Dieselben Gegensätze beherrschen nun auch die Verteilung von Rot und Blau des NV auf die genannten Elemente des Lungengewebes. Vom reinen Rot der Kerne und des Knorpels geht es hier durch das etwas Blau aufweisende Rotviolett des Bronchialepithels und des Alveolargewebes bis zum ganz überwiegenden Blau der sauerstoffarmen Lungenarterie, wie die folgende Tabelle es zeigt.

	Reduktions- orte	Orte der reduzierenden sauren Eiweiße	Orte der oxydierenden sauren Eiweiße	Sauerstoff- orte
	Manganbild	Blau des Neutralvioletts	Rot	Rongalit- weissbild
Kerne	0	0	+++	+++
Knorpel	0	0	+++	+++
Lymphfollikel	+	+	+++	+++
Bronchialepithel	+	+	+++	+++
Alveolargewebe	++	++	++	++
Lungenarterie	+++	+++	+	+

In dieser Tabelle stellen wir wieder das Blau des NV an die Seite des Manganbildes, das Rot an die Seite des Rongalitweissbildes. Man sieht auf den ersten Blick, dass auch hier eine gleiche Stufenfolge der blauen und der roten Färbung vorhanden ist, wie bei den Sauerstoff- und Reduktionsfärbungen, und dass beide Stufenfolgen wiederum die entgegengesetzte Richtung einschlagen, so dass ein vollständiger Parallelismus mit jenen Färbungen besteht. Nur haben wir bei der NV-Färbung den Vorteil, aus den Kontrasten von Rot und Blau gleichzeitig Sauerstofforte und Reduktionsorte herauszulesen. Wo die blaue Farbe vorherrscht, ist Sauerstoffarmut (Lungenarterie), wo die rote dominiert: Sauerstoffreichtum (Bronchien mit Lymphfollikel und Knorpel). Im Violett des Alveolargewebes hält sich Sauerstoffbedürfnis und Sauerstoffreserve die Wage.

Soweit herrscht zwischen den verschiedenen Färbungsarten des frischen Gewebes volle Harmonie. Nur in einem bemerkenswerten Punkte findet sich auch hier eine Unstimmigkeit. Auf dem die Reduktionskraft erläuternden Manganbilde (siehe dieses Archiv Bd. 87, Taf. XI, Fig. 42) ist die elastische Lamelle der Pul-

monalarterie noch tiefer braun gefärbt als die Muskularis, geradezu braunschwarz; auf dem entsprechenden NV-Bilde ist sie nicht nur nicht tiefer blau als die aussen anliegende Muskularis, sondern ganz farblos. Das hängt damit zusammen, dass das elastische Gewebe von NV überhaupt nicht gefärbt wird. Es geht daraus der eigentlich selbstverständliche Satz hervor: alles, was durch NV blau gefärbt wird, beherbergt reduzierende Eiweisse: was aber farblos bleibt, ist deswegen noch nicht als frei von reduzierenden Eiweissen zu betrachten. Es ist für die älteren Histologen, welche wissen, wie lange es gedauert hat, bis man das Elastin spezifisch färben lernte, nicht überraschend, dass es auf dem NV-Bilde gar nicht hervortritt; eher schon ist es bemerkenswert, dass das Kaliumpermanganat es spezifisch hervorhebt.

5. Mäuseleber.

Das NV-Bild eines Gefrierschnittes der Leber sei auch noch kurz betrachtet, obwohl bei demselben die grossen Farbkontraste der Haut, Niere und Lunge fehlen. Aber die Leber bildet wegen ihrer homogenen Beschaffenheit das beste Material für alle Experimente über künstliche Beeinflussung der Zelleiweisse und deren Deutung auf tinktoriellen Wege, u. a. mittels NV — Studien, deren Mitteilung wir einer späteren Arbeit vorbehalten möchten.

Das Protoplasma der Leberzellen färbt sich mit NV blau und doch ist der Gesamteindruck des Netzes der Leberbalken ein gleichmässig violetter. Das rührt von der bedeutenden Mischung des Rots der Kerne her; während die Kerne der Leberzellen nur blass rotviolett sind, färben sich die dazwischen liegenden Blut- und Gallengangskapillaren dunkelrot. Diese Verteilung der Farben auf Protoplasma und Kerne ist nach dem Bisherigen zu erwarten; sie ist dieselbe wie bei der Stachelschicht des Deckepithels und der Haarbälge und bei dem Nierenepithel. Geht man von der Zentralvene eines Leberläppchens aus, so nimmt die Stärke der Färbungen bei den meisten Läppchen umso mehr zu, je mehr man sich der Peripherie des Läppchens nähert. Hier treten die in dem interlobulären Bindegewebe liegenden Gallengänge durch ihre rein rote Farbe stark hervor, ebenso die roten Kerne des umgebenden Bindegewebes.

Bei stärkerer Vergrösserung gewahrt man in den violetten Leberzellen eine rote Punktierung durch feine Körner, welche auch je mehr nach der Peripherie der Läppchen um so stärker wird. Die rote Färbung dieser Körnchen deutet auf saures Eiweiss und Sauerstoff, weswegen diese Körnchen der frischen Leberzelle nicht aus Glykogen oder Fett bestehen können: eher könnten sie zum Gallenpigment Beziehung haben. Es sind offenbar dieselben Körnchen, welche durch Rongalitweiss dunkel gebläut werden.¹⁾ Beobachtungen an hungernden Kaninchen scheinen zu erweisen, dass ihr Vorkommen von der Verdauung abhängig ist.

6. Muskel-Sehnen-Ansatz vom Rinde. (Fig. 5.)

Das in Fig. 5 dargestellte Muskel-Sehnenbild stammt vom Rinde. Im Gegensatz zu den in Fig. 2 abgebildeten feinen Sehnen des Mäuseschwanzes enthalten die Sehnen (s) von grossen Muskeln (m) besonders nahe ihrem Ansatzpunkte viel von einer Substanz, welche sich mit NV dunkelrot färbt und diese Färbung in Alkohol festhält. Daher geben Schnitte durch diese Insertionsstelle einen überraschenden Farbenkontrast zu den ganz blau gefärbten Muskeln. Dass der Träger des Rots den Sehnen aber nicht im allgemeinen zukommt, sondern sich nur an vereinzelten Stellen dem Sehnenbilde beigesellt, bemerkt man schon bei der Färbung von Schnitten der Sehne, die weiter vom Muskelansatz entfernt sind. Es besteht hier zwischen Sehne und dem Träger des Rots ein ähnliches Verhältnis wie zwischen ihm und der Hornschicht, welche auch nicht überall die rote Färbung festhält.

II. Die NV-Färbung gekochten tierischen Gewebes.

1. Allgemeines.

Bald nachdem wir mit dem NV zu arbeiten anfangen, machten wir die Beobachtung, dass, wenn die Gefrierschnitte vor dem Färben längere Zeit in Wasser liegen blieben, die Farbensättigung geringer war, als wenn sie sofort nach dem Schneiden gefärbt wurden. Das liess darauf schliessen, dass sich an der Färbung nicht nur die geformten Gewebsbestandteile beteiligten,

¹⁾ Siehe Unna: Die Reduktionsorte und Sauerstofforte des tierischen Gewebes. Arch. f. mikr. Anat. 1911, Bd. 78, Waldeyer-Festschrift, S. 12, 18 und 22.

sondern auch ungeformte, flüssige, welche bereits durch Wasser aus dem Gewebe entfernt werden können.

Unsere bisherigen histologischen Methoden nehmen eigentlich nur auf die Darstellung der geformten Gewebsbestandteile Rücksicht, nicht auf den Gewebssaft und die flüssigen Sekrete der Drüsen, es sei denn, dass dieselben, durch die Art der Fixierung zur Gerinnung gebracht, ausnahmsweise das histologische Bild vervollständigen helfen. Nur einzelne Autoren, wie Posner¹⁾, haben zielbewusst durch Kochen der Organe die eiweisshaltigen Sekrete und Gewebsflüssigkeiten der Beobachtung zugänglich gemacht. Es fehlte uns bisher aber noch eine systematische, tinktorielle und chromolytische Behandlung der so gewonnenen Bilder flüssiger Eiweissbestandteile.

Hierfür scheint nun das NV uns zum ersten Male eine sehr einfache Arbeitsmethode zu liefern. Es besitzt nicht nur zu den Eiweissen des Gewebssaftes und der Sekrete eine starke Affinität, sondern trifft sogar unter denselben eine Auslese, indem es einzelne rot, andere blau färbt.

Zur Technik der Methode sei folgendes bemerkt. Um möglichst alles flüssige Eiweiss in den Organen festzuhalten, empfiehlt es sich, unmittelbar nach dem Tode die grossen Blutgefässe und Ausführungsgänge am Hilus in situ zu unterbinden. Doch ist diese Vorsicht nicht durchaus notwendig. Dann schneidet man aus den Organen Stücke von 1 cm Durchmesser und $\frac{1}{2}$ cm Dicke so heraus, dass sie ausser dem Parenchym möglichst viel Bindegewebe mit Blut- und Lymphgefässen enthalten, und bringt sie sofort in das bereits kochende Wasser, wo sie zwei Minuten verweilen. Dann werden sie herausgenommen und auf dem Gefriermikrotom geschnitten.

Diese besondere Eigenschaft des NV erscheint uns so wichtig, dass wir raten würden, bei dieser Färbung ein für alle Mal neben Gefrierschnitten des frischen Gewebes auch immer zum Vergleiche solche von gekochtem Gewebe zu färben. Dieses lohnt sich um so mehr, als bekanntlich alle gekochten Gewebe sich besser mit dem Gefriermikrotom schneiden lassen als ungekochte und einzelne sogar nur in gekochtem Zustande mit dem Gefriermikrotom gute Schnitte geben. Ausserdem färben sich die gekochten

¹⁾ Posner: Studien über pathologische Exsudatbildungen. Virchows Archiv, Bd. 79.

Gefrierschnitte wegen der vollkommenen Zurückhaltung alles flüssigen genuinen Eiweisses im Parenchym viel intensiver als die ungekochten: manche Farbendifferenzen, welche auf letzteren nur leicht angedeutet sind, treten bei der gesättigteren Färbung am gekochten Präparat klarer und stärker hervor.

Im übrigen unterscheiden sich die gekochten Gewebstücke hauptsächlich durch ihren Gehalt an geronnener Lymphe und Blut und anderen eiweisshaltigen Flüssigkeiten in den Hohlräumen und Kanälen. Ein wesentlicher Faktor bei dieser Polychromie der Schnitte ist ihr Blutgehalt, da sich die gelbe Eigenfarbe der roten Blutkörperchen der Färbung überall zumischt, wo diese auftreten. Die Querschnitte geronnenen Blutes erscheinen daher grünlich, weil sich die blaue Farbe des Blutserums mit der gelben Eigenfarbe der Blutkörperchen mischt.

Weiter ist zu beachten, dass mit dem Gerinnen durch Kochen eine Volumzunahme der festen Bestandteile einhergeht. Dies hat zur Folge, dass alle grösseren Kanäle, welche einen gerinnbaren Inhalt beherbergen, voluminös erscheinen und eng aneinander gepresst sind, während die feineren Kanäle, wie die Blutkapillaren und die engeren Henleschen Schleifen, durch denselben Druck leer und fadenförmig verengt erscheinen.

Im Gegensatz zu den eiweissartigen Flüssigkeiten entziehen sich die schleimigen beim Kochen leicht der Beobachtung. Um sie — z. B. die Sekrete der Schleimdrüsen — vollständig im Schnitte zu erhalten, kocht man diese Organe nicht in destilliertem Wasser, sondern in einer wässrigen Lösung von 1⁰/₁₀₀ Pikrinsäure + 1⁰/₁₀₀ Trichloressigsäure, durch welche der Schleim gefällt und seine Färbung gleichzeitig verstärkt wird. Besonders das Kochen in Pikrinsäure verbessert die Farbenkontraste bei der NV-Färbung in sehr wirkungsvoller Weise.

2. Niere des Kaninchens. (Fig. 6a und 6b.)

Behält man diese vom Kochen unzertrennlichen Vorgänge im Auge, so versteht man leicht die Färbresultate, welche NV an einem Gefrierschnitt der gekochten Niere eines Kaninchens hervorbringt. Die gewundenen Harnkanäle und Schaltstücke (wu) stellen sich, wie alles reduzierende Protoplasma, rein blau dar, bis auf die violetten Kerne. Ebenso blau sind bei stärkerer Vergrösserung die blutleeren Glomeruli, erscheinen aber bei schwacher

Vergrößerung violett wegen ihres Kernreichtums. Die bluthaltigen Glomeruli (g) dagegen sind dunkelgrün mit violetten Kernen. Das Dunkelgrün entsteht durch Mischung des Blaus der Kapillarschleifen und Endothelien mit dem Gelb der Blutkörperchen. Von den Henleschen Schleifen sind die breiten Schenkel blau bis auf die violetten Kerne, die engeren Schenkel dagegen scheinen nur aus einer doppelten rotvioletten Kernreihe zu bestehen; ebenso verhält es sich mit den leeren Blutkapillaren, doch ist der — dort gerade, hier gewundene — Verlauf hinreichend, beide Elemente zu unterscheiden. Die grossen Sammelröhren sind ganz blau bis auf die violetten Kerne; auch der Inhalt ist blau.

Zusammengefasst, erscheint die Rinde in den Markstrahlen violett, im Labyrinth blau mit grün und violett gesprenkelten Glomeruli; die Grenzschicht sieht blau und grüngelb gestreift, das Mark violett und grüngelb gestreift aus.

Als etwas Neues kommt das Bild des Hilus hinzu, das Bindegewebe um die ein- und austretenden grossen Gefässe. So einfach dasselbe bei gewöhnlichen Kernfärbungen, ja selbst bei Protoplasmafärbungen (pol. Methylenblau, Methylgrün + Pyronin) erscheint, so vielfarbig bunt bei der Färbung mit NV. Die grossen Venen (v) und Arterien (a) haben einen grünen Blutinhalte innerhalb der blauen Muskelschicht des Gefässes. Die Adventitia ist dicht durchsetzt mit violetten Kernen, weist aber hier und da rundliche, blau gefärbte Einschlüsse auf, welche sich vermöge ihres Endothelbelags als Schnitte von Lymphgefässen (l) zu erkennen geben. Es ist also an den gekochten und mit NV gefärbten Schnitten nichts leichter, als Venen und Lymphgefässe schon durch ihren verschiedenen gefärbten Inhalt zu unterscheiden. Ausser diesen Lymphgefässen findet man hier und da blaue Einsprengungen im Bindegewebe, die keinen Endothelbelag aufweisen. Zudem ist diese blaue Substanz von Hohlräumen dicht durchsetzt, also schwammartig geronnen, während die blaue Masse in den Lymphgefässen homogen geronnen ist. Es handelt sich bei ersteren mithin um freie Anhäufungen von Lymphe oder Serum im Bindegewebe, also um Lymphspalten (lsp), deren Inhalt uns sonst fast immer entgeht, der aber auf dem NV-Bilde der blauen Farbe wegen sofort auffällt. Endlich ist das adventitielle Bindegewebe vieler grösseren Blutgefässe im Gegensatz zu den blau gefärbten Lymphspalten rötlich gefärbt (rö), besonders wo es festere Form

annimmt. Es wird sich hier um eine rotliebende Eiweißsubstanz handeln, ähnlich derjenigen der Sehnen am Muskelansatz (Fig. 5).

Das NV kann zum Studium der Niere und anderer Organe, also besonders in solchen Fällen empfohlen werden, wo es auf die genauere Untersuchung von Transsudaten und Exsudaten im Gewebe ankommt; das Kochen fixiert sie an dem Ort ihrer Herkunft, und das NV erlaubt durch seine Farbenanalyse, auf die Art des Eiweisses an den verschiedenen Stellen Schlüsse zu ziehen.

3. Leber des Kaninchens, Pankreas, Parotis, Submaxillaris und Sublingualis des Pferdes.

Eine Darstellung aller von uns mit dieser Methode untersuchten Organe erübrigt sich wohl. Es seien nur noch einige ganz kurz mit wenigen Strichen gezeichnet.

Ein Schnitt durch die Leber des Kaninchens ist dunkelblau wegen des Reichtums an (blau gefärbtem) Protoplasma; die Kerne der Leberzellen aber sind dunkelviolet. Der Hilus enthält in rosa gefärbtem Bindegewebe die Blutgefäße mit grün gefärbtem Blut und dunkelblauer Muskulatur, die Gallengänge mit dunkelviolet gefärbtem Epithel, himmelblau gefärbtem Epithelsaum und blau gefärbter Galle, sodann Lymphgefäße mit blaugrünlichem, homogenem Inhalte und rotviolette Kerne.

Pankreas, Parotis, Submaxillaris und Sublingualis des Pferdes seien sodann erwähnt als Beispiele für solche Organe, die sich wegen ihrer Weichheit und Zerbrechlichkeit mit dem Gefriermikrotom in frischem Zustande überhaupt nicht schneiden lassen, während dieses bei den gekochten Organen mühelos gelingt.

Ein Pankreasschnitt ist dunkelviolet, die einzelne Drüsenzelle blau mit dunkelviolet gefärbtem Kern. Die Langerhansschen Inseln stechen durch ihre helle Farbe stark vom übrigen Parenchym ab. Die Zellen derselben sind ganz farblos oder schwach bläulich, ihre Kerne alle rotviolett gefärbt. Einzelne Zellgruppen heben sich ausserdem ohne ersichtliche Ordnung durch ihre hellblaue Farbe ab. Die Schaltstücke zeigen nur dichtgestellte Reihen dunkelvioletter Kerne. Die Ausführungsgänge tragen dunkelviolette radiär gestellte Epithelkerne, einen blauen, breiten Epithelsaum und dunkelblauen Sekretinhalt. Das Bindegewebe im Hilus ist graurot bis rotviolett gefärbt, das Blut

grün innerhalb der blauen Media der Gefässe, die Lymphe blau in den weiten und reichlichen Lymphspalten und Lymphgefässen.

Viel monotoner ist die Parotis gefärbt, der Typus einer einfach serösen Speicheldrüse. Die Zellen ebenso wie ihre Sekrete sind gleichmässig blau gefärbt, die Kerne rotviolett. Das festere Bindegewebe im Hilus ist rot, die dazwischen liegenden lockeren, an Lymphspalten reichen Abschnitte desselben blau gefärbt. Blau ist der Inhalt der Lymphgefässe, grün der der Arterien und Venen.

Ein Schnitt durch die Submaxillaris sieht makroskopisch blauviolett aus. Mikroskopisch sind die Drüsenzellen der Tubuli deutlich in blaue und mehr oder weniger rote unterschieden. Die einfachen Drüsenzellen sind blau mit violetten Kernen. Mit der Ansammlung des Sekretes schwindet die blaue Farbe zugunsten der roten, die um so stärker wird, je mehr die Zellen dabei kuglig anschwellen. Der Zellinhalt wird dabei deutlich schaumig mit Anhäufung von dunkelroten Körnern und Fäden an den Wabenwänden, während die Kerne an die Wand verschoben werden. In den grössten Zellen nimmt die rote Farbe wieder ab und der nun blassrote, blassviolette oder sogar farblose Inhalt entleert sich in die Schaltstücke und weiter in die grösseren Sekretrohren, wobei der Inhalt bemerkenswerterweise wieder eine blaue Färbung annimmt. Auch die Wandung aller dieser Ausführungsgänge ist dunkelblau gefärbt und mit violetten Kernen reichlich versehen. Diese stark blau gefärbten Gänge heben sich von dem diffus rot gefärbten interstitiellen Bindegewebe der Drüsen scharf ab. Auch das Bindegewebe des Hilus ist graurot gefärbt, in starkem Kontrast gegen die Lymphgefässe mit blauem Inhalt und die grossen Ausführungsgänge, die ein dunkelblaues Sekret enthalten.

Diese eigentümliche Farbenwandlung der sezernierenden Zellen und ihres Sekrets, die auf eine zuerst schleimige, dann seröse Umwandlung hindeutet, fordert zu einer genaueren tinktoriellen Untersuchung der Submaxillaris heraus.

Besonders lehrreich und klar ist das Sekretbild (siehe Fig. 7a, 7b und 7c) der gekochten Sublingualis des Pferdes. Die Sublingualis gehört bekanntlich zu den gemischten Drüsen, welche ein teils mucinöses, teils eiweissartiges Sekret absondern. Betrachtet und vergleicht man nun die Querschnitte der Aus-

führungsgänge im Hilus und im interstitiellen Gewebe der Drüse in bezug auf ihren Inhalt, so sieht man folgendes. In den grösseren Gängen (Fig. 7 a, gg) des Hilus ist der Inhalt der Hauptmasse nach blau, oft aber umschliesst die blaue Masse zentral oder in der Peripherie einen dünnen Querschnitt roter Substanz (Fig. 7 a bei \times). Zuweilen begrenzt auch ein grösserer blauer einen seitlich gelegenen kleinen roten Sekretanteil. In den kleineren Gängen ist die Farbe meist einheitlich, viel öfter blau (Fig. 7 c), seltener rot (Fig. 7 b). Aber hin und wieder treten auch hier im engsten Raume nebeneinander rote und blaue Sektoren auf. Die blauen Anteile, welche offenbar von serösem Sekret herrühren, sind stets homogen geronnen, die roten dagegen häufig, sogar der Mehrzahl nach schaumig oder fadig geronnen, ähnlich wie Fibrinflocken (siehe Fig. 7 b). Diese stellen also das schleimige Sekret der Sublingualis dar. In Fig. 7 a gibt ein ganzer Drüsenabschnitt (S) ein rein seröses Sekret und ist daher von bläulichvioletter Färbung.

III. Die NV-Färbung von Gewebsflüssigkeiten.

In den vorigen Kapiteln wurde an Gefrierschnitten des frischen und des gekochten Gewebes gezeigt, dass sowohl die festen wie die flüssigen Bestandteile des Gewebes sich mittels NV in Kontrastfarben darstellen lassen. Diese Kontrastbilder sind zunächst empirische Tatsachen, die ihren eigenen histologischen Wert besitzen. Durch eine konsequent durchgeführte chromolytische Behandlung der verschiedenen Organe und Organflüssigkeiten werden sie aber zu etwas Wertvollerem, zu weiteren Bausteinen der Gewebeschemie. Wenn wir vorderhand noch davon absehen, mittels der Chromolyse die NV-Bilder systematisch durchzuarbeiten, so geschieht es nur aus rein praktischen Gründen. Bei der grossen Ausdehnung dieses Gebietes und den besonderen Schwierigkeiten, welche die flüssigen Eiweisse bisher der exakten Durchführung dieser Methode bereitet haben, würde der nächste Zweck dieser Arbeit, das NV in die Histologie einzuführen, erschwert, wenn nicht gar vereitelt werden. Wir ziehen es daher vor, zunächst nur die NV-Färbung einiger bekannter Eiweisse zu besprechen, welche zu den NV-Bildern der Organe und Organflüssigkeiten bereits so lehrreiche Analogien bieten, dass sich allein

aus diesen Ergebnissen bereits manche der beschriebenen Kontrastfärbungen der Organe anstandslos erklären lassen. Anschliessend an die Erörterung dieser Eiweisse wollen wir dann noch über die NV-Färbung verschiedener anderer organischer Substrate in bunter Auswahl berichten. Je vielseitiger unsere Kenntnis der NV-Färbung im Ganzen wird, um so weniger leicht werden wir bei ihrer Deutung in Einseitigkeiten verfallen.

1. Eiereiweiss.

Wenn man sich aus einem gekochten Ei Gefrierschnitte herstellt und sie mit NV in derselben Weise wie gewöhnliche Gewebsschnitte färbt, so erscheint der gefärbte Schnitt nach dem Abspülen in Wasser rotorange. Bringt man den Schnitt aber aus dem Wasser in Alkohol, so wird die rote Farbe ausgezogen und der Schnitt erscheint rein blau.

Ebenso wie das gesamte Hühnereiweiss lassen sich auch die daraus gewonnenen Albumin- und Globulinlösungen zur Gerinnung bringen. Stellt man aus solchen Coagula der beiden genuinen Eiweisse Gefrierschnitte dar, so zeigen sie bei der Färbung genau dasselbe Verhalten wie das Gesamteiweiss. Die zunächst roten Schnitte werden bei der Entwässerung in absolutem Alkohol rein blau.

Genau so verhielten sich auch Albumin und Globulin, welche aus frischem Milzbrei gewonnen wurden. Der Preßsaft wurde gut filtriert und mit gleichem Volumen gesättigter Ammonsulfatlösung versetzt. Das ausgeschiedene Globulin wurde mehrfach gelöst und ausgesalzen und schliesslich durch Dialyse rein gewonnen. Das in der halbgesättigten Ammonsulfatlösung verbliebene Albumin wurde mit Ammonsulfat in Substanz bis zur Sättigung versetzt, das ausgeschiedene Albumin filtriert und wie oben gereinigt. Beide Substanzen, mit einem Tropfen Wasser auf dem Objektträger verrieben und dann durch Erhitzung zur Gerinnung gebracht, färbten sich mit NV in schönem gesättigtem Blau.

2. Muskel.

Fein zerhackte Muskeln wurden längere Zeit mit Wasser digeriert. Die wässrige Lösung wurde von dem Muskelbrei durch Filtration getrennt (Filtrat I), während der Muskel in frisches Wasser kam und wiederum längere Zeit, dieses Mal unter

häufigem Wechseln des Wassers behufs besseren Ausziehens digeriert wurde.

Der wässrige Auszug (Filtrat I), der viel Albumin enthielt, wurde nun gekocht, wobei alles genuine Eiweiss coaguliert und ausgeschieden wurde. Trennt man das Coagulum von der Flüssigkeit durch Filtrieren (Filtrat II), streicht etwas davon auf dem Objektträger aus, erhitzt es etwas über der Flamme, färbt es mit NV und entfärbt in Alkohol, so erhält man, wie das vom Albumin zu erwarten ist, eine intensive Blaufärbung des Präparates. Am schönsten lässt sich diese Färbung demonstrieren, wenn man sie in Gegensatz bringt zur Färbung von Seidenpapier, das, wie alles Papier (siehe unten), sich mit NV rot färbt. Man bringt kleine Streifen Seidenpapier in den wässrigen Muskelextrakt und erhitzt das Ganze zum Kochen. Hierbei gerinnt das genuine Eiweiss an den Papierfasern. Das Stückchen Papier lässt sich dann wie ein Gefrierschnitt behandeln, und man erhält mit NV eine Blaufärbung von Eiweiss auf dem roten Hintergrunde des Papiers.

Das Filtrat II enthielt nur noch Spuren eines organischen Rückstandes und konnte wegen der geringen Menge der in Lösung befindlichen organischen Substanz nicht mehr untersucht werden. Ein auf dem Objektträger eingedampfter Tropfen dieses Filtrates hinterliess hauptsächlich einen anorganischen Rückstand, herührend von den im Saft des Muskels enthaltenen Salzen und löste sich beim Versuche, ihn mit NV zu färben, restlos auf.

Hiermit war erwiesen, dass der wässrige Muskelauszug fast nur aus genuinen Eiweissen besteht und sich wie die Muskelsubstanz selbst rein blau färbt.

Dasselbe Resultat erhält man, wenn man frisches Muskelgewebe auspresst. Auch der Preßsaft, welcher von genuinen Eiweissen gebildet wird, färbt sich rein blau.

Die durch Pressen oder durch Extraktion von Saft befreite Muskelsubstanz, zerzupft, auf dem Objektträger angetrocknet und gefärbt, nimmt bei der NV-Färbung eine grünlichblaue Färbung an. Es ist sehr schwer, der Muskelsubstanz durch blosses Auswaschen mit Wasser ihre Affinität zur blauen Komponente des NV zu nehmen. Selbst nach tagelangem Auswaschen nimmt sie, mit NV gefärbt, ein allerdings immer schwächer werdendes Blau an. Man muss schon unter oftmaligem Wechseln und Schütteln mit zweiprozentiger Kochsalzlösung die Muskel-

substanz 1 bis 2 Tage behandeln, um die Neigung zur Blaufärbung vollständig zu vernichten. Diese Extraktionen der Muskelsubstanz gehen leichter und rascher vor sich, wenn man dieselben an Gefrierschnitten vornimmt; doch geht aus diesen Versuchen hervor, dass der Träger der Blaufärbung, welcher sich zum grossen Teil in dem Muskelsaft befindet, auch in der festen Muskelsubstanz vorhanden ist und von dieser hartnäckig festgehalten wird.

Die Tatsache, dass sowohl die feste Muskelsubstanz wie der Muskelsaft sich mit NV blau färben, erklärt nun auch die merkwürdige Erscheinung, dass die stark gebläuten, quergestreiften Muskeln niemals auch nur eine Andeutung von Querstreifung zeigen. Offenbar sind diese Muskeln derartig mit Albumin getränkt, dass das NV sie nur als homogene Gebilde darzustellen vermag.

3. Andere Organsäfte.

Die aus allen saftreichen Organen durch Pressen oder Wasseran zug gewonnene Flüssigkeit färbt sich nach Erhitzen bis zur Gerinnung und Färbung mit NV ausnahmslos blau, was sich aus ihrem reichen Gehalt an Albumin und Globulin hinreichend erklärt. Andererseits war es nicht leicht, aus solchen Geweben, die sich auf Gefrierschnitten rein rot färben, einen ähnlichen Preßsaft zu gewinnen: es sind dieses alle Knorpel und gewisse Sehnen. Besonders die grossen und harten Sehnen, dort, wo sie sich an grosse Muskeln ansetzen, färben sich gewöhnlich rein rot, in krassem Gegensatz zum benachbarten Muskel (siehe Fig. 5). Es gelang aber, von einer etwas weicheren Sehne, indem wir sie zerhackten und eine Nacht im Brutofen mit Wasser extrahierten, ein wenig Saft zu gewinnen. Derselbe zeigte beim Kochen eine schwache, übrigens nicht filtrierbare Trübung. Ein Tropfen eingedampft, und mit Neutralviolett gefärbt, zeigte Rotfärbung. Mithin handelte es sich wohl um den Träger der Rotfärbung der Sehne.

Rein blau färbt sich wiederum das geronnene Blutserum und Blutplasma. Das rein gewaschene Fibrin dagegen färbt sich auf dem Gefrierschnitte und beim Zerzupfen und Antrocknen auf dem Objektträger weder blau noch rot.

Verdaut man kernreiches Gewebe, z. B. Milzbrei mit Salzsäure-Pepsin, so so färbt sich der Gewebsrückstand, der fast ganz aus Kernen besteht, nicht mehr blau, sondern rot.

IV. Die NV-Färbung fester organischer Stoffe.

Eiweisse in Gestalt getrockneter Pulver färbt man am besten in folgender Weise. Eine kleine Menge wird mit einem Glasstab auf die Mitte eines Objektträgers gebracht und mit einigen Tropfen einer Alkohol + Äther-Mischung, in welcher eine Spur Zelloidin aufgelöst ist, rasch verrieben und dabei auf einer grösseren Fläche verteilt. Nach Verdunstung des Alkohol-Äthers wird der Objektträger noch über einer kleinen Flamme hin und her geführt, um die letzten Spuren von Feuchtigkeit zu entfernen. Die Pulver haften dann so fest am Glase, dass sie bei der folgenden Färbung und Entfärbung nicht abfallen.

Dann bringt man die Objektträger in ein Standgefäss mit der $\frac{1}{2}$ prozentigen NV-Lösung, wo sie 10 Minuten verbleiben. Sie werden sodann in Wasser abgespült und in ein Standgefäss mit absolutem Alkohol gestellt bis zur völligen Entwässerung. Als dann kann man sie in Balsam bringen.

Da es im allgemeinen für die Intensität und Schärfe jeder Färbung mit Mischfarben einen Vorteil bedeutet, wenn auch das zu färbende Substrat gemischter Natur ist, da dann erst den Farbkomponenten Gelegenheit geboten wird, ihre Affinitäten zu verschiedenen Stoffen völlig ungehindert betätigen zu können, so empfiehlt es sich auch für den hier vorliegenden Zweck, die Eiweisse in Mischungen zu färben. Man stellt sich dieselben einfach dadurch her, dass man auf die Mitte des Objektträgers zwei verschiedene Pulver nebeneinander in kleinen Mengen aufträgt und sie gleichzeitig mit dem Alkohol-Äther verreibt. So z. B. zeigt eine derartige Mischung von Nuklein und Kasein nach der Färbung mit NV nebeneinander in voller Schärfe blaue Partikel von Nuklein und violette von Kasein. Aber nicht alle Eiweisse unterscheiden sich dem NV gegenüber so gut wie Nuklein und Kasein. Man tut daher am besten, wenn es auf die genaue Färbung einer bestimmten Eiweissart ankommt, als Gegensatz Zellulose zu wählen. Denn wie die zweite Hälfte untenstehender Tabelle zeigt, neigen alle zellulosehaltigen Gebilde zu einer mehr oder minder starken, reinen Rotfärbung. Da aber Zellulose nicht gut in Pulverform zu bringen ist, so benutzt man auch hier sehr dünnes Seidenpapier, welches, wie oben (S. 91) bereits mitgeteilt, sich mit NV rot färbt. Man geht in der Weise vor, dass ein kleines Quadrat von Seidenpapier in eine dünne Zelloidinlösung

getaucht wird, worauf man, so lange es noch feucht ist, das Eiweisspulver, z. B. Nuklein, aufstreut. Dann lässt man noch einmal einen Tropfen der dünnen Zelloidinlösung über das Papier laufen, wodurch das Pulver fixiert wird. Mit NV gefärbt, zeigt nun das Präparat das Eiweiss blau auf dem roten Grunde des Papiers.

Eine gute Anschauung über die Rotfärbung der Zellulose im pflanzlichen Gewebe gibt der in Fig. 8 abgebildete Teil vom Querschnitt eines Radieschens. Das Zentrum des Schnittes (im Bilde oben) ist dunkelrot gefärbt, und von hier gehen dunkelrote Strahlen nach allen Seiten der Peripherie. Die dunkelrote Farbe haftet an den Zellwänden und setzt sich in abgeschwächtem Maße auf die Zellulosewände der helleren Zellenmasse zwischen den Strahlen fort. In den Strahlen hebt sich in violetter Farbe nur die Auskleidung der Gefässquerschnitte ab.

In folgender Tabelle haben wir einige der hauptsächlichsten festen Bestandteile des tierischen und pflanzlichen Gewebes zusammengestellt. Um ihre Verwandtschaft zum NV besser verstehen zu lernen, ist es durchaus notwendig, die NV-Färbung derselben mit der Färbung durch die beiden Komponenten: Neutralrot und Neublau zu vergleichen. Die Färbung mit NV ist nämlich durchaus nicht stets ein Mittel aus diesen beiden Einzelfärbungen. Wie ein rascher Überblick über die Tabelle lehrt, dominiert in der ersten Hälfte, bei den Eiweissen tierischen und pflanzlichen Ursprungs das Blau in der Mischfärbung, in der zweiten, bei den Zellulosen, das Rot, obwohl alle Stoffe sich einzeln mit Neublau blau, mit Neutralrot rot färben. Man muss also annehmen, dass bei jeder Färbung mit NV eine Konkurrenz der beiden Farbstoffe um den Besitz des Substrates eintritt, welche bei den Eiweissen meistens zur Vorherrschaft des Blaus, bei den Zellulosen stets zu der des Rots führt, während bei einigen Eiweissen beide Farbstoffe von dem Stoffe Besitz ergreifen und die Färbung dann mehr oder minder violett ausfällt. Man kann demgemäss die Eiweisse in eine tinktorielle Reihe ordnen, beginnend mit den Albuminen und Globulinen, die sich mit NV stets rein blau färben, bis zum Casein und Vitellin, deren Färbung violett ausfällt. Bei den Zellulosen aber ist die Affinität zum Rot so stark, dass eine tinktorielle Ordnung, etwa nach der mehr oder minder starken Mitwirkung des Blaus, hier nicht möglich ist.

Am auffallendsten in dieser Tabelle ist wohl die Färbung

	Neublau	Neutralrot	Neutralviolett
Albumin	blau	rötlich	blau
Globulin	blau	rötlich	blau
Nuklein	hellblau	schwach rötlich	blau
Nukleinsäure	schwarzblau	spurweise rötlich	blauviolett
Kernsubstanz*)	dunkelblau	rot	dunkelviolett
Sperma, mit Alkohol und Äther extrahiert*)	dunkelblau	rot	dunkelviolett
Nuklein, mit H_2O_2 behandelt	blau	rötlich	dunkelviolett
Nuklein, mit NH_3 behandelt	dunkelblau	dunkelrot	dunkelviolett
Keratin A	blau	rot	teils farblos, teils rotviolett
Keratin B	graublau	stark rot	rötlich-violett
Hornalbumosen	schwach bläulich	fast farblos	fast farblos
reine Wollfaser	schwach blau	schwach rot	schwach violett
Kasein	blau	rot	grauviolett
Vitellin	bläulich	rötlich	violett
Elastin	bläulich	rötlich	teils bläulich, teils sehr schwach violett
Kleber	bläulich	rötlich	sehr schwach violett
Baumwollfaser	schwach blau	dunkelrot	dunkelrot
Filtrierpapier	dunkelblau	dunkelrot	dunkelrot
Zellmembran (Bohne, Mohrrübe, Radieschen, Kar- toffel)	blau	rot	rot
angebleichte Holzfaser	blau	rot	rot
Hollundermark	blau	rot	rot
Nitrozellulose (Zelloidin)	schwach blau	rot	farblos

*) Die Kernsubstanz aus Gänseblut und die Spermaköpfe des Heringes wurden uns von Herrn Geheimrat Kossel freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

des Nukleins, da bei der konstanten rotvioletten Färbung der Kerne der Schluss wohl berechtigt erscheinen dürfte, dass gerade Nuklein zum Rot des NV eine besondere Affinität besässe. Es ist aber gerade umgekehrt; das Nuklein fixiert aus dem NV das Blau ebenso stark wie Albumin und Globulin. Es repräsentiert also keinesfalls allein die Kernsubstanz, was übrigens auch allgemein abgelehnt wird. Eine grössere Verwandtschaft zum Rot des NV hat schon die Nukleinsäure, die sich in einem blauvioletten Ton färbt. Dunkelviolettfärbten sich weiter eine aus Gänseblut gewonnene Kernsubstanz und ein mit Alkohol und Äther extrahiertes Heringssperma aus dem Kosselschen Laboratorium; ebenso ein von uns mit H_2O_2 sowie ein mit Ammoniak behandeltes Nuklein. Das im Handel befindliche, nach der gewöhnlichen Methode dargestellte Nuklein ist mithin weit entfernt davon, die rotviolette Substanz der Kerne darzustellen. Die Verschiedenheit dürfte u. a. durch die Behandlung mit Salzsäure und die Entfernung des Sauerstoffs bedingt sein.

Im übrigen zeigt die Tabelle, was zu erwarten war, dass alle Eiweisse und alle Zellulosen als saure Körper die beiden basischen Farben, Neublau sowohl wie Neutralrot, aufzunehmen imstande sind. Es führen aber diese Affinitäten bei der NV-Färbung nur selten zu einer reinen Violettfärbung, wie z. B. beim Vitellin. Meistens siegt bei den Eiweisskörpern die Affinität zum Neublau, bei den Zellulosen die zum Neutralrot. Die Erklärung für das erste Phänomen liegt wohl einfach in der mehr oder minder starken Reduktionskraft der meisten Eiweisskörper. Wir haben bei den Organfärbungen ja durchweg die Beobachtung gemacht, dass Neublau „sauerstofffeindlich“ ist, insofern es die Sauerstofforte dem sauerstofffreundlichen Neutralrot überlässt und sich auf die Reduktionsorte beschränkt. Sollte vielleicht die Rotfärbung der Zellulosen auf ihren Sauerstoffgehalt und eine dadurch bedingte besondere Affinität zu dem sauerstofffreundlichen Neutralrot zurückzuführen sein?

Wir verfügen bereits über eine Erfahrung allgemeiner Art, welche diese Frage zu bejahen scheint. Bei unseren Studien über das Rongalitweiss war uns die intensive Blaufärbung aufgefallen, welche alle Arten von Papier bei der sachgemäss ausgeführten Rongalitweissfärbung annehmen. Dass es sich dabei nicht um eine bloss mechanische Adhärenz von Luftsauerstoff handeln konnte,

bewies der einfache Kochversuch. Auch gekochtes Papier besitzt dieselbe auffällige Affinität für Rongalitweiss. Wir stellten daher schon vor einigen Jahren eine grössere Untersuchung über diesen Gegenstand an und gingen bis auf die Samenhaare der Baumwollstaude zurück. Auch diese zeigten schon dieselbe bemerkenswerte Affinität. Wir untersuchten dann eine grosse Reihe vegetabilischer Fasern; von den zartesten Zellwänden bis zum Holze, alle zellulosehaltigen Gebilde zeigten dieselbe starke Färbung in Rongalitweiss im Gegensatz zu tierischen Horngebilden. Das sauerstoffreiche Zellulose-Molekül muss daher in irgend einer noch näher zu erforschenden Weise einen Teil seines Sauerstoffs in lockerer Bindung enthalten und an feine Sauerstoffreagentien abzugeben imstande sein. Dass es sich bei dieser ganz allgemeinen Erscheinung nicht etwa um Oxyzellulose handelt, geht aus hier nicht weiter zu erörternden Erfahrungen hervor.

Eine unerwartete Bestätigung dieser Beobachtungsreihe gibt nun die NV-Färbung. Denn hier zeichnet die Rotfärbung, welche wir an den tierischen Geweben fast allein an die sauren Sauerstofforte (Kerne, Mastzellen, Knorpel) geknüpft sehen, vor allem die Zellulose aus. Die Zellulose verschmährt also in der NV-Mischung das sauerstofffeindliche Neublau und fixiert das sauerstofffreundliche Neutralrot.

Die Chromatophoren der Reptilienhaut.

Von

Privatdozent Dr. W. J. Schmidt,
Bonn, Zoologisches Institut.

Hierzu Tafel V—IX und 15 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	99
I. Die Einteilung und Anordnung der Chromatophoren	101
a) Arten und Benennung	101
b) Anordnung in der Haut	110
II. Die Melanophoren	120
a) Formverhältnisse	120
b) Funktionelle Erscheinungsformen	123
c) Kernverhältnisse	134
d) Sphäre und zytoplasmatische Strukturen	141
e) Entwicklung	150
III. Die Allohophoren	160
a) Untersuchungsmethoden	160
b) Allohophoren der Lacertiden	162
c) Allohophoren von Uroplatus	165
IV. Die Lipophoren	172
a) Historisches	172
b) Untersuchungsmethode am überlebenden Objekt	177
c) Vorkommen und Verbreitung bei den Lacertiden	179
d) Bau	180
e) Farbstoff	186
f) Lacertofulvinkristalle	188
g) Bewegungserscheinungen?	194
V. Die Guanophoren	194
a) Zellnatur	194
b) Entwicklung	197
c) Struktur des kristallinen Inhalts und Zytoplasma	199
d) Bewegungserscheinungen?	214
e) Verhalten des kristallinen Inhalts in polarisiertem Licht	216
f) Chemische Natur des kristallinen Inhalts	218
g) Strukturfarben	222
VI. Erklärungsversuche der intrazellulären Bewegung der Pigmentgranula	225

Einleitung.

Erste Bedingung zur Erklärung von Färbung und Farbenwechsel bei den Reptilien ist die Kenntnis ihrer morphologischen Grundlagen. Dank emsiger Forschung kann man heute wohl sagen, dass das Zustandekommen und der Wechsel der Hautfärbung in ihrer Abhängigkeit von bestimmten histologischen Elementen im wesentlichen erfasst sind. Doch darf die morphologische Seite der mit Färbung und Farbenwechsel verknüpften Probleme noch keineswegs als erschöpfend bearbeitet gelten.

Nachdem schon frühzeitig beobachtet war, dass sich an den Melanophoren Pigmentverlagerungen abspielen, blieb es neuerer Zeit vorbehalten, deren Natur als intrazelluläre Körnchenströmungen endgiltig zu sichern. Die Erklärung solcher intrazellulären Pigmentverschiebungen aber setzt die Kenntnis ihres Ablaufes im einzelnen voraus, über den wir bislang so gut wie gar nicht unterrichtet sind. Schon Brücke (1851) hatte erkannt, dass bei der Entstehung der grünen Farbe in der Reptilienhaut das von den Guanophoren erzeugte Strukturblau eine wichtige Rolle spielt. Wie aber jenes Blau selbst zustande kommt, darüber konnte noch keine völlige Klarheit und Einigkeit erzielt werden, nicht zum mindesten deshalb, weil der Bau der Guanophoren noch nicht hinreichend erforscht ist; fand doch die eigenartige Struktur der Lacertidenguanophoren bisher nur einmal kurze Erwähnung. Die Lipophoren, deren gelber Farbstoff die Guanophoren überlagert und so gemeinsam mit ihnen den Eindruck von Grün hervorruft, sind bislang nur einmal genau untersucht und mit erhaltenem Pigment überhaupt noch nicht abgebildet worden. Den Allophoren wurde einstweilen nur sehr wenig Aufmerksamkeit geschenkt, was ich am besten mit der Tatsache belege, dass eine hierhin gehörige Chromatophorenform bei unseren einheimischen Lacertiden bis heute ganz unbekannt blieb. Die Nervenversorgung der Chromatophoren, die gemäss dem physiologischen Befund vorhanden sein muss, liegt noch im Dunkel; denn die älteren Angaben Leydigs (1872, S. 7 und 1873, S. 779) erscheinen im Hinblick auf die Darstellung der gleichen Verhältnisse bei Knochenfischen durch Ballowitz (1893) wenig vertrauenerweckend und mit der kurzen Angabe Kellers (1895, S. 166), dass bei *Lacerta viridis* deutlich wahrnehmbare Ver-

bindungen zwischen Nerven und Chromatophoren bestehen, ist auch nur wenig gedient. Über die Ontogenese der Melanophoren sind wir kaum, über diejenige der übrigen Chromatophorenarten gar nicht unterrichtet. Die Färbungsunterschiede der Geschlechter sind nur selten, die Veränderungen, die beim Anlegen des Hochzeitskleides in der Haut vor sich gehen, der Einfluss von Alter, Klima u. dgl. auf das Farbenkleid wohl überhaupt noch nicht in histologischer Beziehung untersucht worden. Ebenfalls die Färbungsanomalien (Melanismus, Leukomelanismus, Albinismus, Erythrose) fanden kaum histologische Würdigung. Leider lassen auch die hochinteressanten Arbeiten Kammerers (1907, 1910) über künstlich hervorgerufene Abänderungen des Farbenkleides eine eingehendere morphologische Analyse der erzielten Änderungen vermissen. Unter solchen Umständen ist es nicht zu verwundern, dass von den Theorien, die sich mit der Erklärung der Zeichnung abgeben, keine allgemeinen Beifall gefunden hat; sie alle fassen zu wenig auf den morphologischen Grundlagen.

Das Ziel der folgenden Untersuchung ist, durch eine eingehendere Erforschung des Baues der an der Hautfärbung beteiligten histologischen Elemente dieses oder jenes der angedeuteten Probleme einen Schritt seiner Lösung näher zu bringen. Im Vergleich zu den Verhältnissen bei Fischen (und Amphibien) ist die Kenntnis vom feineren Bau der Reptilienchromatophoren zurückgeblieben; man denke nur an die schönen Untersuchungen von Ballowitz (siehe Literaturverzeichnis) über die Farbzellen der Fische, die unsere Vorstellungen von ihrem Bau und ihrer Funktion wesentlich erweitert haben. Die Ursache hiervon liegt vornehmlich in der Schwierigkeit, feinere Verhältnisse an der Reptilienhaut im überlebenden Zustand zu untersuchen. Das Integument wenigstens unserer einheimischen Reptilien ist zu dick und auch schon durch die massenhafte Entwicklung der Guanophoren und Melanophoren im allgemeinen zu undurchsichtig, um einer Beobachtung unter starken Vergrößerungen zugänglich zu sein. Es ist daher bis jetzt noch nicht gelungen, etwa die intrazellulären Körnchenströmungen der Melanophoren im Leben bei den Reptilien zu beobachten, sondern die Annahme ihrer Existenz stützt sich auf allerdings unwiderlegliche Befunde im histologischen Bild des abgetöteten

Objektes, deren volle Interpretation durch die Analogie mit den Beobachtungen an Fischmelanophoren erleichtert wird. Dieser Nachteil wird aber einigermaßen wieder wettgemacht durch die riesige Grösse mancher Chromatophoren, die sie als hervorragende Objekte für die Schnittuntersuchung erscheinen lässt, eine Methode, von der bislang noch nicht ausgiebig genug Gebrauch gemacht wurde.

I. Die Einteilung und Anordnung der Chromatophoren.

a) Arten und Benennung.

In dem Maße wie die zunächst beim Chamäleon gewonnenen Erfahrungen über die Chromatophoren durch die Untersuchung anderer Formen eine Erweiterung fanden, tauchen immer neue und nicht stets zweckmässige Namen für die verschiedenen Arten der Chromatophoren auf. Bei der bisweilen unzureichend genauen Darstellung der älteren Befunde, die zum Teil auf unvollkommenen Untersuchungsmitteln beruht, besteht heute für jemanden, der mit den Objekten nicht aus eigener Anschauung vertraut ist, eine erhebliche Schwierigkeit, die Beobachtungen der einzelnen Forscher in den richtigen Zusammenhang zu setzen, selbst bei Beschränkung auf die Gruppe der Reptilien, die hier allein ins Auge gefasst wird. Es kann nun nicht meine Aufgabe sein, alle in der Literatur vorgekommenen Irrtümer und Unklarheiten zu berichtigen, da schon Brücke (1851) die zu seiner Zeit vorliegenden Angaben kritisch besprochen hat und die neueren Arbeiten zuerst bei van Rynberk (1906) und kürzlich durch Fuchs (1914) eine ebenso eingehende wie treffliche Zusammenfassung gefunden haben. Insbesondere Fuchs schildert auch die rein morphologischen Daten in solcher Breite, dass kaum eine selbst nur einigermaßen bedeutsame Tatsache dort übersehen wäre. Indem ich daher für manche literarischen Einzelheiten, die zu meinen Beobachtungen in nächster Beziehung stehen, auf die späteren Abschnitte verweise, knüpfe ich hier an die Darstellung von Fuchs an, der auf den vorliegenden Berichten fussend, sich seinerseits schon bemüht hat, in der umsichgreifenden Verwirrung Ordnung zu schaffen.

Fuchs (1914, S. 1580 f.) ordnet die in der Reptilienhaut beschriebenen Chromatophoren in folgende Gruppen ein: Melano-

phoren, Xanthophoren, Phäophoren, Erythrophoren und Porphyrophoren, Leukophoren, farblose Zellen und Guanophoren.

Über die Melanophoren brauche ich nicht viel Worte zu verlieren. Es sind die bekannten schwarzen Chromatophoren, deren kennzeichnender Inhalt aus Melaninkörnchen besteht. Die Melanine bilden durch das im Mittel konstante Verhältnis von $N:H:C = 1:5:5$ eine chemisch wohl charakterisierte Gruppe von Verbindungen: von ihren Eigenschaften sei hervorgehoben, dass sie in Wasser und in den Lösungsmitteln der Fettsubstanzen (Alkohol, Äther, Chloroform u. dgl.) unlöslich sind und gegen Mineralsäuren und auch Alkalien eine ungewöhnliche Beständigkeit zeigen. Die einzelnen Melaninkörnchen besitzen gelbliche bis dunkelbraune Farbe und verleihen der Zelle je nach der Dichte ihrer Übereinanderlagerung hellbräunlichen bis schwärzlichen Farbenton. Gemäss diesen Angaben stellen die Melanophoren eine wohl umschriebene und leicht kenntliche Gruppe von Farbzellen dar.

Unter Xanthophoren will Fuchs die Zellen verstanden wissen, welche Pouchet beim Chamäleon und bei Eidechsen (vgl. S. 173) als „chromoblastes jaunes“ oder „pigment jaune“ beschrieben hat, Elemente, die durch einen gelben, an Fett gebundenen Farbstoff, ein Lipochrom, ausgezeichnet sind. Die Lipochrome Kühnes (Luteine nach Thudichum), nahe verwandt den pflanzlichen Carotinen, bilden eine grosse Klasse von gelben und roten Farbstoffen, die C-, H-, O-haltig, aber N-frei sind, deren chemische Natur im übrigen noch unbekannt ist, die aber eine Anzahl von Klassenmerkmalen besitzen, von denen vor allem die Löslichkeit in Fetten und den Lösungsmitteln der Fette (Alkohol, Äther und dergl.) und der Farbenumschlag in Blau bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure zu nennen sind. (Genauerer vgl. z. B. Biochem. Handlexikon, Bd. 6, 1911, S. 303 ff.)

Der Name Xanthophoren stammt von Keller (1895, S. 148), der diese Elemente bei Chamäleon und Calotes (S. 165), allerdings an Schnitten, also nach Schwinden des charakteristischen Pigments, untersucht hat, sich aber bei *Lacerta viridis* von dessen Existenz und der Richtigkeit der Angaben Pouchets überzeugte und sie als körnige Zellen mit anscheinend diffusem hellgelbem Farbstoff schildert, der manchmal die Zellen in Tröpfchen-

form verlässt (S. 165). Fuchs (1914, S. 1585 und 1597) ist im Unrecht, wenn er glaubt, zwischen den Xanthophoren von Pouchet und denen von Keller bestehe insofern ein prinzipieller Unterschied, als Pouchet ihren Inhalt als Lipochrom bezeichnet, während die Kellerschen Xanthophoren Guaninkalk enthalten sollen. Vielmehr knüpft die Definition der Xanthophoren bei Keller (1895, S. 148) unmittelbar an den Befund bei Pouchet an mit den Worten: „Aber man darf Pouchet darin vollen Glauben schenken, dass sie in frischem Zustande gelbe fettähnliche Tröpfchen und gelbe Körner von über $2\frac{1}{2} \mu$ Grösse enthalten; ich nenne sie Xantophoren.“ Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, dass Pouchet und Keller die gleichen Elemente im Auge haben. Wahrscheinlich ist Fuchs eine Verwechslung mit den Ochrophoren Kellers passiert (vgl. S. 174).

Es fragt sich nun, ob es sich empfiehlt, die Kellersche Bezeichnung Xanthophoren für die Zellen mit gelbem Lipochrom beizubehalten. Kurz nach Keller hat Thilenius (1897, S. 523) bei *Uromastix* hellbraune Melanophoren als Xanthophoren beschrieben. Damit ist schon der Anfang für Irrtümer gegeben, und ich schlage daher vor, den Namen Xanthophoren zum wenigsten als Sammelbezeichnung für einen bestimmten, durch die chemische Beschaffenheit seines Farbstoffs scharf umrissenen Chromatophorentypus aufzugeben und zwar auch noch aus folgendem Grunde.

Fuchs (1914, S. 1586) möchte jene Chromatophoren als Erythrophoren bezeichnen, die ein rotes Lipochrom enthalten. Dass rote Lipochrome bei Reptilien vorkommen, schliesst der Autor daraus, dass die orange bis rote Färbung am Bauch von *Lacerta vivipara* in Alkohol sich verliert, dass ebenso die rote Kehlwanne von *Anolis nebulosus* in Alkohol gelb wird. Über das histologische Verhalten der von Fuchs als Erythrophoren bezeichneten Chromatophoren ist seiner eigenen Angabe nach nichts bekannt. Wir werden nun im folgenden den Nachweis erbringen, dass die gelbe Farbe auf der Bauchseite des Weibchens von *Lacerta agilis* und die roten Farbtöne auf der Bauchseite von *Lacerta vivipara* durch ein und dasselbe Lipochrom bedingt sind und sich nur durch die verschiedene Konzentration des Farbstoffes unterscheiden. Durch die bisherigen Untersuchungen ist demnach die Annahme eines von

dem gelben differenten roten Lipochroms nicht gerechtfertigt und die Bezeichnung Erythrophoren in diesem Sinne hinfällig.

Ich schlage nun vor, alle ein Lipochrom enthaltenden Chromatophoren als Lipophoren zu bezeichnen, wobei das Wort, verkürzt aus dem zu schwerfälligen Lipochromophoren, nach Analogie mit Melanophoren und Guanophoren gebildet, unmittelbar auf den charakteristischen Inhalt der Zellen hinweist. Sollte sich später ergeben, dass ausser dem gelben Lipochrom in seinen verschiedenen zum Rot hinüberführenden Konzentrationsstufen noch andere, wesentlich verschiedene Lipochrome in Reptilienchromatophoren vorkommen, so könnte man diesem neuen Tatsachenbestand leicht durch einen die spezielle Farbe charakterisierenden Zusatz, wie „gelbe, rote“ Lipophoren, gerecht werden.

An dritter Stelle führt Fuchs (1914, S. 1585) die Phaeophoren auf, Chromatophoren, die von mir (W. J. Schmidt 1913, S. 388f.) bei *Uroplatus* beschrieben wurden und sich vor allem durch die auffallende Grösse der Granula, deren Struktur, Farbe und Verhalten gegen Reagenzien einerseits scharf von Melanophoren, andererseits von Lipophoren (und Guanophoren) unterscheiden lassen. Die Farbe der Granula geht von mattem gelb durch orange zu braunrot, karminrot und auch blassrot mit Nuancen nach blau hin (weinhefefarbig) über. Die Zellen mit karminrotem Farbstoff glaubte ich damals bei ihrer feinkörnigen Beschaffenheit als eine weitere Chromatophorenform annehmen zu müssen; doch bestehen sowohl hinsichtlich der Farbe als auch der Grösse der Körner alle Übergänge, wie in vorliegender Arbeit genauer gezeigt wird, sodass es sich doch wohl um verschiedene Abarten ein und derselben Farbzelle handelt. Dass die Zellen keine Lipophoren sind, geht aus der Unlöslichkeit des Farbstoffs in Alkohol u. dgl. hervor; dass sie auch nicht den Melanophoren zugerechnet werden können, muss aus der geringeren Widerstandsfähigkeit des Farbstoffs gegen Alkalien und Säuren geschlossen werden.

Nun hatte schon früher Keller (1895, S. 145) neben den Melanophoren in den Lateralflecken beim Chamäleon andere Chromatophoren von der gleichen Form wie jene, aber meist geringerer Grösse mit purpurrotem, körnigem, alkoholunlöslichem Inhalt beobachtet und als Erythrophoren

bezeichnet. Auch Pouchet waren sie bekannt, denn er unterscheidet (1876, S. 74 und 75) zwei Arten von Chromoblasten, die einen gross mit Melaninpigment, die anderen klein, näher der Oberfläche der Haut gelegen, mit einem Pigment von rötlichen Nuancen. Er sah diese letzten Chromatophoren am besten nach Behandlung der Haut mit einer schwachen Säure; alsdann erschienen sie in einer mehr oder weniger ausgesprochen roten oder rötlichen Farbe, welche sich durch Imprägnation im benachbarten Gewebe ausbreitete. Pouchet macht diese Chromatophoren für die rötlichen Töne im Farbenwechsel des Chamäleons verantwortlich, und dass er die gleichen Elemente wie die Erythrophoren Kellers vor sich hatte, wird noch erhärtet durch seine Angabe, dass sie vornehmlich in den Seitenflecken des Rumpfes vorkommen, am übrigen Körper selten zu sein scheinen. Ich vermute sogar, dass schon 1834 Milne-Edwards diese Chromatophoren beobachtet hat, sie allerdings von den Melanophoren nicht sicher zu unterscheiden wusste; denn wenn er (zitiert nach Brücke 1851, S. [191]) von einem „pigment rouge violacé et noirâtre“ spricht, so ist rot-violette Farbe sicherlich auf die Beimengung der Kellerschen Erythrophoren zurückzuführen. Brücke (1851, S. [198]), der diese Chromatophoren übersah, sucht die Beobachtung Milne-Edwards' so zu erklären, dass durch die Kalibehandlung, deren sich jener Autor bediente, der Inhalt der Melanophoren teilweise mit roter und schön violetter Farbe gelöst würde. Nun verändert zwar die Kalilauge bei längerer Einwirkung den braunschwarzen Melanophorenhalt, indem das Pigment allmählich heller wird und einen bräunlichroten Farbenton annimmt, niemals aber habe ich gesehen, dass es violett wird, und so muss ich denn den viel näher liegenden Schluss ziehen, dass auch Brücke nach Behandlung der Haut mit Alkali, die durch Auflösen der Guanophoren tatsächlich geeignet ist, die violetten Zellen ans Licht zu bringen, die Kellerschen Erythrophoren vor Augen gehabt hat, ohne sie recht zu erkennen.

Bei *Phelsuma* fand ich (W. J. Schmidt 1912a, S. 180f.) in grosser Menge Zellen, Porphyrophoren, die den Kellerschen Erythrophoren nahe stehen und wie diese rote und violette Farbtöne zeigen; der Farbstoff ist wie dort in Alkohol unlöslich und an Gramula gebunden. Keller hat zunächst für seine Erythrophoren die Ansicht ausgesprochen, ihr Pigment sei dem Melanin

verwandt, wohl vornehmlich deshalb, weil er Übergänge zwischen Melano- und Erythrophoren beobachtete. Dieser Meinung schloss ich mich für die Porphyrophoren von *Phelsuma* und später auch die Phaeophoren von *Uroplatus* an, weil der Farbstoff dieser Zellen in organischen Lösungsmitteln unlöslich ist und eine ähnliche, allerdings geringere Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien besitzt, wie das Melanin. Bestärkt wurde ich in dieser Auffassung noch dadurch, dass ich, ähnlich wie Keller bei *Chamaeleon*, bei der Blindschleiche (W. J. Schmidt 1914, S. 9) Übergänge von roten Chromatophoren mit alkoholunlöslichem Pigment zu Melanophoren feststellen konnte, derart, dass Zellen Granula beider Art enthalten. Trotz dieses aus den morphologischen Tatsachen entspringenden, allerdings keineswegs zwingenden Beweisgrundes und des ähnlichen Löslichkeitsverhaltens von Melanin einerseits, den roten und blauroten Farbstoffen andererseits, muss ich doch die Berechtigung der Kritik von Fuchs (1914, S. 1601) anerkennen, dass diese Reaktionen nicht hinreichen, die genannten Farbstoffe als Melanin zu erweisen, dass hierzu vielmehr eine Elementaranalyse nötig ist, die zutreffendenfalls das für die Melanine charakteristische Verhältnis von $N:H:C = 1:5:5$ ergeben müsste. Bei diesem Stand der Sache — und er wird voraussichtlich noch lange der gleiche bleiben, da es nicht so leicht möglich sein dürfte, die zu prüfenden Pigmente aus der Haut rein und in hinreichender Menge zu isolieren — halte ich es für richtiger, einstweilen mit einem Urteil über die chemische Natur der betreffenden Farbstoffe zurückzuhalten und nur zu betonen, dass sie nicht Lipochrom und auch nicht das gewöhnliche Melanin sind.

Die morphologischen Charaktere der mit violetten, roten und orangefarbenen Pigmenten versehenen Zellen, ihre später zu schildernde übereinstimmende Lage in der Haut und nicht zuletzt auch die kontinuierliche Farbenreihe, die sich zwischen ihnen herstellen lässt, unter besonderer Berücksichtigung der Tatsache, dass schon bei ein und derselben Form (*Uroplatus*, *Phelsuma*, *Anguis*) verschiedene Nuancen des Farbstoffs auftreten, geben mir die Sicherheit, dass hier ein wohl umschriebener Chromatophorentypus vorliegt. Ich habe schon früher vorgeschlagen (W. J. Schmidt 1914, S. 7), in einer Arbeit, die während der Drucklegung der Fuchsschen Darstellung erschien, alle Chro-

matophoren mit alkohol- und ätherunlöslichen, von Melaninverschiedenen, an Granula gebundenen, gelben, roten und violetten Farben und deren Abschattierungen als Allophoren zu bezeichnen. Die Ableitung von *allos* = anders, wurde gewählt, um den Unterschied dieser Farbzellen gegenüber den Melanophoren und Lipophoren zu betonen, ohne dabei etwas Bestimmtes über die chemische Natur der Farbstoffe zu äussern. Zu den Allophoren gehören demnach die Erythrophoren Kellers, die von mir benannten Phaeophoren mitsamt ihrer karminroten Abart, die Porphyrophoren in der Begrenzung bei mir und bei Fuchs, die Zellen mit rotem alkoholunlöslichem Farbstoff bei Anguis, sehr wahrscheinlich auch die Zellen mit rostrotem Pigment, welche Thilenius (1897, S. 528) bei *Agama inermis* beschreibt (vgl. hierüber S. 161) und ferner die in der folgenden Untersuchung neu beschriebenen Zellen bei den Lacertiden. Es würde sich empfehlen, die hier aufgeführten Bezeichnungen fallen zu lassen und zur genaueren Kennzeichnung der gerade vorliegenden Allophoren die Farben- nuance besonders anzugeben.

Fuchs möchte den Namen Porphyrophoren (siehe oben) auf alle kein Lipochrom enthaltenden Zellen ausdehnen, im Gegensatz zu seinen Erythrophoren (= unseren Lipophoren). Doch glaube ich, dass der von mir vorgeschlagene Name dadurch, dass er keinerlei Beziehung mehr zu den alten Bezeichnungen bewahrt, besser geeignet ist, Verwechslungen und Irrtümern vorzubeugen, und den Begriff ebensogut umschreibt. Sachlich decken sich aber die Fuchsschen Porphyrophoren fast völlig mit meinen Allophoren.

Über die Fuchsschen Erythrophoren ist schon oben gesprochen worden (s. S. 103).

Den an fünfter Stelle genannten Leukophoren (die Bezeichnung geht auf Keller zurück) spricht Fuchs mit Recht die Daseinsberechtigung ab, da sie sich in keinem Punkt prinzipiell von den Guanophoren unterscheiden.

Die farblosen Zellen Fuchs', die ich bei *Voeltzkowia mira* beobachtete (W. J. Schmidt 1910, S. 692), sind wohl Pigmentzellen und zwar Melanophoren, in denen die Ausfärbung der Granula unterblieb. Diesem Chromatophorentypus sind sie daher anzugliedern.

Unter Guanophoren schliesslich vereinigt Fuchs nach einem Vorschlag von mir (W. J. Schmidt 1912a, S. 188) alle Guanin enthaltenden Färbungselemente, also das helle weisse und gelbe Pigment Brückes¹⁾ (1851, S. [197—198]), das weisse Pigment Leydigs (1868, S. 30 und 74), die Leukophoren und Ochrophoren Kellers (1895, S. 147—148) und Carltons (1903, S. 261), die Iridocyten Pouchets (1876, S. 59 und 62) und Blanchards (1880, S. 11), die weissen Pigmentzellen Osawas (1896).

Gemäss den vorstehenden Erörterungen mache ich also den Vorschlag, alle in der Reptilienhaut vorkommenden Chromatophoren in vier Gruppen einzuteilen: Melanophoren, gekennzeichnet durch den Gehalt an Melaninkörnchen, Lipophoren mit einem in Fettröpfchen gelösten oder auch in kristallinischer Form auftretenden Lipochrom, Allophoren mit Pigmentkörnchen

¹⁾ Mit Unrecht aber führt hier Fuchs (1914, S. 1588) die Interferenzzellen Brückes an, die jener Autor als platte, meist sechseckige, häufig fünf-, selten vier- und noch seltener dreieckige Gebilde, immer von ziemlich geraden Seiten begrenzt, beschreibt. Brücke (1851, S. [196]) hebt von ihnen ausdrücklich hervor, dass sie der Epidermis selbst angehören und bei der Häutung teilweise mit abgestossen werden. Es handelt sich hier nicht um Guaninzellen, sondern um die sogenannten äusseren und inneren Häutungszellen der Epidermis und Brücke vermutete schon ganz richtig, dass sie irgendwie mit dem Wachstum der Oberhaut zu schaffen haben. Keller (1895, S. 149) hat auch diese Zellen beobachtet und nach Schnitten abgebildet und auf Grund dieser verbesserten Untersuchungsmethode kann er die Brückesche Annahme, die Interferenz werde durch eine dünne Luftschicht erzeugt, dahin verbessern, dass hier regelmässig geordnete Zähnchen, Körnchen oder Borsten vorliegen, die polygonalen Zellen aufsitzen (Kellers „Reliefschicht“). Dieser büstenartigen Reliefschicht gegenüber verhält sich die sich ablösende Oberhaut wie ein Negativ („negative Reliefschicht“), indem sie den Stäbchen entsprechende Einschnitte besitzt. Neuerdings ist Biedermann (1914, S. 874 f.) nochmals in anderem Zusammenhang auf diese Dinge zu sprechen gekommen; er betrachtet die Borsten beim Chamäleon, deren Homologie mit den gleichartigen Gebilden bei Geckoniden er richtig erfasst, als Kutikularhaare gleich den älteren Autoren; doch ist diese Auffassung, wie ich verschiedentlich gezeigt habe (W. J. Schmidt 1912a, S. 236; 1913, S. 417), nicht zulässig; vielmehr stellen diese Borsten intrazelluläre Bildungen, verhornte Plasmafasern, dar. Eine mechanische Bedeutung für die Ablösung der oberflächlichen Hornlagen besitzen sie übrigens nicht, wie Keller (1895, S. 150) und andere ältere Autoren annehmen möchten. — Der Anteil dieser „Interferenzzellen“ an der Färbung der Haut ist übrigens gering, wie schon Brücke richtig hervorhebt.

von gelber, roter, violetter Farbe, die chemisch von Lipochrom und Melanin verschieden sind, Guanophoren charakterisiert durch die Einlagerung von Guaninteilchen. Die Unterscheidung der verschiedenen Typen beruht auf einem einheitlichen Einteilungsprinzip, nämlich der chemischen Beschaffenheit der den betreffenden Zellen eigentümlichen Einschlüsse. Die Guanophoren nehmen insofern eine Sonderstellung den übrigen Chromatophorentypen gegenüber ein, als ihre Farbe keine an die chemische Beschaffenheit des Guanins geknüpfte, auf selektiver Absorption beruhende Pigment-, sondern eine Strukturfarbe ist, so dass ihnen der Name von Chromatophoren nur in bedingtem Umfang zusteht. Während die Definition von Melanophoren, Lipophoren und Guanophoren durchaus positiv erfolgt, haftet der Kennzeichnung der Allophoren bei der nicht gesicherten chemischen Natur ihres Pigmentes ein negatives Merkmal an, indem ihre Unterscheidung abgesehen von den charakteristischen Farben ihrer Granula und morphologischen Kennzeichen auf dem abweichenden chemischen Verhalten ihres Farbstoffs gegenüber Melanin und Lipochrom beruht. Da aber die Umschreibung der Allophoren nicht rein negativ erfolgt, und auch die kommenden Ausführungen über die Lage der verschiedenen Chromatophoren die Allophoren wenigstens als morphologisch einheitlichen Zelltypus erscheinen lassen, so glaube ich, dass dieser Mangel nicht zu hoch zu veranschlagen ist, besonders auch, weil die chemische Natur des Allophoreninhalts, wenn auch unbekannt, doch überall eine ähnliche zu sein scheint. Damit fühle ich mich gegen den etwaigen Vorwurf gesichert, ich habe in der Gruppe der Allophoren ganz heterogene Elemente vereint, die einzig darin übereinstimmen, dass sie weder Melano-, noch Guano-, noch Lipophoren seien. Jedenfalls aber gestattet die von mir vorgeschlagene Unterscheidung der Chromatophoren, alle bis jetzt beschriebenen Farbzellen der Reptilien leicht und sicher auseinander zu halten. Schwierigkeiten würden sich nur da ergeben, wo in ein und derselben Zelle Pigmente verschiedener chemischer Natur auftreten, wie es tatsächlich bei den Allophoren des Chamäleons nach Keller und denjenigen der Blindschleiche nach meinen Befunden der Fall zu sein scheint, indem gelegentlich auch Melaninkörnchen in ihnen auftreten (siehe S. 162). Solche Zellen sind dann mit Doppelnamen, wie etwa Melano-Allophoren u. dgl., zu belegen. Nicht nur für die Reptilien ist die von mir vorge-

schlagene Einteilung brauchbar, sondern sie lässt sich auch mit Leichtigkeit auf die Verhältnisse bei Fischen und Amphibien anwenden, was ihren Wert gewiss nicht verringert.

Extrazelluläre Pigmente kommen nach meinen Erfahrungen in der Reptilienhaut nicht vor (siehe S. 193), und einigen dahinzielenden Bemerkungen in der Literatur (z. B. Thilenius 1897, S. 518; vgl. auch Agassiz S. 175) stehe ich nicht mit grossem Vertrauen gegenüber.

b) Anordnung in der Haut.

Alle Chromatophoren mit Ausnahme der Melanophoren sind in ihrem Vorkommen (in der Haut) auf die Kutis beschränkt (siehe unten). In den unteren Schichten der Epidermis finden sich bei zahlreichen Arten in wechselnder Menge intraepitheliale Melanophoren. Es sei hier nur auf die Lacertiden (vgl. Fig. 46—48, Taf. VIII), im übrigen auf die diesbezüglichen Angaben bei Fuchs (1914, S. 1575 f.) verwiesen. Auch in den Epithelzellen selbst können Melaninkörnchen auftreten (bei Schlangen, Schildkröten, Krokodilen, Eidechsen), die von intraepidermalen oder aber von Kutismelanophoren herrühren, die ihre Ausläufer bis an das oder gar (interzellulär) in das Epithel entsenden. Zwischen Epidermis- und Kutispigmentierung bestehen zwei interessante Beziehungen. Nach Werner (zitiert nach Fuchs 1914, S. 1576) tritt bei ausgewachsenen und alten Schlangen eine eigene Epidermiszeichnung auf, die eine Wiederholung der Zeichnung der Kutis an den stärksten pigmentierten Stellen ist: da, wo in der Kutis kein Pigment vorhanden ist, fehlt auch die Epidermiszeichnung. Diese Abhängigkeit der Epidermiszeichnung von dem Kutispigment lässt sich, was auch ich bestätigen kann, ebenfalls bei Eidechsen feststellen (Thilenius 1897, S. 520 und 525) und kommt wahrscheinlich allen Reptiliengruppen zu. Ferner geben Leydig (1873, S. 775) und Kerbert (1877, S. 237) übereinstimmend an, dass bei Ringelnatterembryonen die Melanophoren in der Epidermis früher auftreten als in der Kutis, was auch für andere Formen zutrifft (siehe S. 154). Beide Tatsachen weisen auf enge Beziehungen zwischen Epidermis- und Kutispigmentierung hin, die nur genetisch erklärt werden können.

Guanophoren oder Guaninkörnchen kommen in der Epidermis der Reptilien nie vor. Fuchs (1914, S. 1576 und 1597—1598) glaubte ein solches Verhalten nach zwei Angaben bei

Leydig zulassen zu müssen; doch handelt es sich bei Leydig¹⁾ zweifellos um Keratohyalin oder Eleidin der Epidermiszellen.

¹⁾ Die erste Mitteilung Leydigs (1860, S. 68) lautet: Der Inhalt der Epidermiszellen der Blindschleiche unter der Kutikula „ist entweder von gewöhnlich granulärem Aussehen, oder er besteht aus einem fettartigen, der ganzen Lage die erwähnte weissliche Farbe verleihenden Stoff; die fettige Masse erfüllt meist in Form grösserer oder kleinerer Körner oder Krümelchen die Zellen dergestalt, dass kaum mehr die Zellenlinien sich erhalten“. Auch von der glatten Natter hebt Leydig (1868, S. 81–82) ein gleiches Verhalten hervor und fügt noch hinzu: „... was ich als Fettinhalt bezeichne, erscheint unter der Form weicher Klümpchen von unregelmässiger Gestalt und einem matt glänzenden Aussehen. Nach Einwirkung von Essigsäure verschwinden die Klümpchen gossenteils und es bleiben nur Reste in Gestalt kleiner Stifte zurück. Wird solchen Präparaten noch verdünntes Glyzerin beigesetzt, so wandeln sich auch die Stifte in Körnchen um; schliesslich werden auch diese gelöst ...“ Später kommt Leydig (1873, S. 764–65) unter Berufung auf letztgenannten Passus nochmals auf diese Dinge zu sprechen und fügt hinzu, dass ihm auch solcher körniger oder bröckeliger Inhalt der Zellen unter der „Kutikula“ der Kopfschuppen von *Lacerta agilis* begegnet sei. Schon weil Guanin in Essigsäure unlöslich ist, Keratohyalin aber unter Säurewirkung quillt, scheinen mir Leydigs Angaben im genannten Sinne zu deuten zu sein, vor allem aber auch aus dem Grunde, dass in der Tat Keratohyalin an lebendfrischen Zellen oft zu beobachten ist und sich durch seine ganze Erscheinung und den Mangel der Doppelbrechung leicht und sicher von Guanin unterscheiden lässt. Zum Belege gebe ich in Textfig. 1 drei Zellen aus den tieferen Epidermisschichten eines Bauchschruppenhinterrandes von *Lacerta muralis* wieder, die nach einem überlebenden Totalpräparat in physiologischer Kochsalzlösung gezeichnet wurden. Die Zellen sind vollgepfropft mit Körnern und schollenartigen Gebilden von Keratohyalin, das nur die Stelle des Kernes frei lässt. Ein Vergleich dieser Abbildung mit den Fig. 22 und 23. Tab. III, bei Leydig (1868) tut ohne weiteres dar, dass Leydig und mir die gleichen Dinge vorgelegen haben.



Fig. 1.

Epidermiszellen von *Lacerta agilis* mit Keratohyalinmassen; nach dem überlebenden Objekt gezeichnet. Vergr. 1360:1.

Vielleicht kommen bei Schildkröten Lipophoren in der Epidermis vor (vgl. S. 175 Agassiz); doch müssen darüber erst neuere Untersuchungen Klarheit schaffen.

Wenden wir uns nun den in der Kutis gelegenen Chromatophoren zu, so ist hinsichtlich ihrer Verbreitung im allgemeinen zu sagen, dass nur bei wenigen Formen (*Chamäleon*, *Phelsuma*, *Lacerta*) das gleichzeitige Vorkommen der vier oben erwähnten Chromatophorentypen gesichert ist; doch mögen künftige Untersuchungen ein solches Verhalten häufiger erscheinen lassen. Wie schon Fuchs (1914, S. 1575) zusammengestellt hat, fehlen Melanophoren in der Haut keines Reptils, wenn sie auch bei Albinos und nach meinen Befunden (W. J. Schmidt 1910, S. 686) bei *Völzkwia* äusserst spärlich sind. Guanophoren finden sich ebenfalls regelmässig und sind nur bei *Völzkwia* und einigen anderen Formen (siehe S. 115) abwesend. Allerdings ist die Verbreitung und Masse der Melano- und Guanophoren bei den einzelnen Arten und je nach den Körperstellen sehr grossen Schwankungen unterworfen. Lipophoren sind exakt nur beim *Chamäleon* und bei den *Lacertiden* nachgewiesen, doch ist auch bei *Calotes* und *Phelsuma* ihre Gegenwart so gut wie gewiss (vgl. S. 116f), und wir dürfen sie fast überall da erwarten, wo grüne Färbung vorliegt. Allerdings kann die grüne Färbung auch ohne Überlagerung der Guanophoren durch Lipophoren zustande kommen, wenn nämlich die Hornschicht stark gelb gefärbt ist und so die Wirkung der gelben Lipophoren ersetzt; derartiges lässt sich an Baumschlangen beobachten, die oft auch nach jahrelangem Aufenthalt in Alkohol immer noch intensiv grün erscheinen; entfernt man aber von ihren Schuppen die Hornschicht, so kommt der blaue Guanophorenuntergrund zutage. Auch bei *Phelsuma* habe ich festgestellt, dass durch Alkohol die grüne Farbe nicht immer beseitigt wird (W. J. Schmidt 1912a, S. 204), doch finden sich hier allem Anschein nach auch Lipophoren. Allophoren sind bislang bei *Geckoniden* (*Phelsuma*) und *Uroplatus*, ferner bei *Agamiden*, *Lacertiden*, *Anguiden* und beim *Chamäleon* bekannt geworden (siehe S. 104f).

Die für die Färbung und den Farbenwechsel in Betracht kommenden Chromatophoren liegen in den oberen Schichten der Kutis unmittelbar unter der Epidermis, in der sog. Subepidermis, deren Bindegewebsfasern ein Maschenwerk darstellen, in das die

Chromatophoren eingebettet sind. Auf das Verhalten dieses Maschenwerks gehe ich hier nicht näher ein; Pouchet (1870) hat von ihm eine gute Beschreibung gegeben und neben anderen Autoren habe auch ich es in verschiedenen früheren Arbeiten eingehend geschildert. Melanophoren und Guanophoren — nie Lipo- und Allophoren — kommen auch in tieferen Hautschichten vor, die ersten öfter, die letzten seltener als sog. „erratische“ Guanophoren (Blanchard 1880); unsere Fig. 51, Taf. VIII gibt solche erratische Guanophoren (G₁) in starker Ansammlung wieder. Da diese Elemente, weil in der Tiefe der Haut gelegen, für Färbung und Farbenwechsel bedeutungslos sind, sollen sie hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Schon den älteren Beobachtern war nicht entgangen und wurde durch die späteren vielfach bestätigt (vgl. Fuchs 1914, S. 1577 f.), dass die in der Subepidermis gelegenen Chromatophoren ein ziemlich streng eingehaltenes gegenseitiges Lageverhältnis zeigen. Wenn Lipophoren vorhanden sind, liegen sie immer unmittelbar unter der Epidermis. Auf sie folgt, zunächst von Allophoren abgesehen, eine Schicht von Guanophoren und unter diesen liegen die Melanophoren. Gewöhnlich entsenden die Melanophoren durch die Lagen der über ihnen befindlichen Farbzellen ihre Ausläufer bis zur Epidermis; allerdings sind sie nur bei Expansion des Pigments leicht verfolgbar. Die Abgrenzung der einzelnen Schichten ist, abgesehen von kleineren Unregelmässigkeiten, ziemlich geradlinig und scharf. Doch kommen mancherlei Besonderheiten vor, von denen hier nur die „Guaninkörbe“ der Melanophoren (Thilenius 1897) erwähnt seien: ein allseitiges Umfasstwerden des Melanophorenzelleibes durch Guanophoren. Sind Allophoren vorhanden, so finden sie sich immer über den Melanophoren und, wenn an der gleichen Stelle Lipophoren vertreten sind, unter diesen; sonst teilen sie entweder das Niveau mit den Lipophoren oder erscheinen in die Guaninschicht versenkt. Man vergleiche zu diesen Ausführungen Textfig. 2a—c, in denen Melanophoren mit M, Guanophoren mit G, Lipophoren mit L und Allophoren mit A bezeichnet sind; ihre genauere Besprechung erfolgt unten.

Die Bedeutung der gesetzmässigen Schichtung der Chromatophoren bei der Erzeugung des Farbenkleides und beim Farbenwechsel ist bekanntlich folgende. Nur in Melanophoren und

Allophoren spielen sich Pigmentverlagerungen ab (siehe S. 123 f, 171). Sind die Ausläufer der Melanophoren pigmentfrei, so kommt die Wirkung der über ihnen gelegenen Pigmente rein zur Geltung. In diesem Falle erscheinen die Hautstellen je nach dem Massenverhältnis von Lipophoren und Guanophoren und der feineren Beschaffenheit der beiden Zellarten weiss oder gelblich oder blau (reine Guanophorenwirkung), gelblich bis orangerot (reine Lipophorenwirkung), oder grün (kombinierte Wirkung gelber Lipophoren über blau erzeugenden Guanophoren). Sind dagegen die Melanophoren expandiert, so erscheint ihr Pigment in den Endverästelungen der Ausläufer dicht unter der Epidermis und es tritt eine Verdunkelung der genannten Farben ein, die sich bis zu allgemeiner Braun- und Schwarzfärbung der Haut steigern kann. Reicher noch wird die Farbenskala bei Gegenwart von Allophoren, die in ähnlicher Weise wie die Melanophoren sich mit ihren orangefarbenen, roten und violetten Pigmenten am Farbenwechsel beteiligen können. Doch dürfte die Wirkung der Allophoren, da sie oberflächlicher gelegen sind, auch bei Retraktion ihres Pigments wohl nie so vollständig ausgeschaltet werden können wie jene der Melanophoren. Eine besondere Verwicklung werden die Verhältnisse bei Anwesenheit von Allophoren dann darbieten, wenn die Zustände der Pigmentverteilung in Melanophoren einerseits und Allophoren anderseits sowohl gleichsinnig als auch entgegengesetzt sein können. Leider haben diese Dinge noch nicht genügend Aufmerksamkeit gefunden. *

Wie schon vorhin bemerkt, sind in verhältnismässig wenigen Fällen alle vier Chromatophorentypen bei einer Form (und auch dann nur stellenweise) neben- bzw. übereinander in der Haut vorhanden: solche Arten werden den mannigfachsten Farbenwechsel aufweisen können. Sind weniger als vier Chromatophorentypen bei einer Form vertreten, so erscheinen sie nicht wahllos miteinander, sondern nur in Form der vier ersten unter den folgenden fünf Kombinationen:

1. Melanophoren,
2. Melanophoren + Guanophoren,
3. Melanophoren + Guanophoren + Lipophoren,
4. Melanophoren + Guanophoren + Allophoren,
5. Melanophoren + Guanophoren + Allophoren + Lipophoren.

Eine einfache Überlegung zeigt, dass die Zahl der möglichen

1-, 2- und 3gliedrigen Kombinationen der vier Chromatophorentypen viel grösser ist als die Anzahl der verwirklichten. Wir kennen aber keine Formen, die z. B. nur Guanophoren, nur Lipophoren, nur Allophoren besässen, ebensowenig wie Arten einzig mit den zweigliedrigen Kombinationen Guanophoren + Lipophoren bzw. Allophoren + Lipophoren, bzw. Guanophoren + Allophoren; auch die dreigliedrige Kombination Guanophoren + Allophoren + Lipophoren kommt nicht vor. Warum nun gerade die verwirklichten Kombinationen auftreten, dafür lassen sich aus einer Analyse der oben stehenden Kombinationen folgende Gesichtspunkte gewinnen.

Erstens kommen in sämtlichen fünf Kombinationen Melanophoren vor, so dass gewissermassen die Kombinationen 2—5 Kombinationen der Melanophoren mit den übrigen Chromatophorenarten darstellen. Diese Tatsache, verbunden mit der weiten Verbreitung der Melanophoren bei den Wirbeltieren und ihrem gegenüber den anderen Chromatophoren früheren ontogenetischen Auftreten, lässt gewissermassen die Melanophoren als Urfarbzellen erscheinen.

Zweitens sind die Guanophoren in ihrem Vorkommen (mit Ausnahme von Fall 1) immer mit den Melanophoren vereint. Fall 1 wurde bisher nur von *Völtzkowia* repräsentiert, deren Farbenkleid allein Melanophoren enthält. Da aber *Völtzkowia* eine (den Scincoiden nahestehende) unterirdisch im Sande wühlende Form ist, und auch die Melanophoren bei ihr sehr schwach ausgebildet sind, so hängt der Schwund des Farbenkleides wohl irgendwie mit der Lebensweise zusammen. In dieser Hinsicht war es mir von grossem Interesse festzustellen, dass auch bei der Anelytropide *Feylinia*, der nächsten Verwandten von *Völtzkowia*, die Guanophoren fehlen, während die Melanophoren allerdings gut entwickelt sind. Auch eine Wühlschlange (*Typhlopide*) und eine Warzenschlange (*Acrochordus*), die ich untersuchen konnte, wiesen nichts von Guanophoren auf. Die bisher bekannten Fälle des Fehlens von Guanophoren beziehen sich alle auf aberrante Formen und lassen somit die Wahrscheinlichkeit zu, dass der Mangel an Guanin kein ursprüngliches Merkmal darstellt, sondern die Folge einer Rückbildung der Guanophoren ist. Demnach dürfen wir auch in den Guanophoren bei ihrer ausgedehnten Verbreitung in sämtlichen Reptiliengruppen

(siehe S. 196) altes Erbgut erblicken und das um so mehr, als ihre Entfaltung bei Amphibien und Fischen hinter derjenigen bei den Reptilien in keiner Weise zurücksteht.

Wenn somit Melanophoren und Guanophoren als altüberkommene Färbungselemente gewöhnlich gemeinsam erscheinen, so wird durch diese Tatsache die mögliche Zahl der Kombinationen zwischen den vier Chromatophorenarten stark eingeschränkt. Man kann die Vereinigung: Melanophoren + Guanophoren als Grundkombination der Chromatophoren bezeichnen.

Weiterhin erweisen sich die Kombinationen 3—5 als Fortbildung der Grundkombination (= Melanophoren + Guanophoren) durch Lipophoren und Allophoren, die sowohl einzeln (3 und 4), als auch beide zusammen (5) neben den Melanophoren + Guanophoren auftreten können.

Beispiele für Kombination 1 (alleiniges Vorkommen von Melanophoren) sind schon oben gegeben. Die Grundkombination (2) liegt bei dem Gecko *Tarentola mauritanica* vor, der einzig Melanophoren und Guanophoren besitzt und dessen Farbenwechsel auf ein Heller- und Dunkelwerden beschränkt ist; auch dürften *Varanus* und *Uromastix* (nach Thilenius 1897), ferner die Krokodile und manche Schildkröten (*Emyda*) hierhin zu rechnen sein.

Die Vereinigung der Grundkombination mit Lipophoren (3) ist vor allem für viele grünen Formen charakteristisch, obwohl auch hier genauere Untersuchung oft noch Allophoren ergeben dürfte. Als Beispiel sei die Agamide *Calotes* angeführt, über deren Chromatophoren schon Keller (1895, S. 163f.) zutreffende Mitteilungen macht, die allerdings einer Unterstützung durch Abbildung ermangeln. Daher gebe ich in Textfig. 2a einen Schnitt durch die Haut von *Calotes jubatus* wieder. Unter der Epidermis (E), die durch ein charakteristisches, im Schnitt gesägt erscheinendes Oberhäutchen ausgezeichnet ist, folgt eine einfache Zellenlage (L), die sich vor allem dadurch gleich verrät, dass die tiefer gelegenen Guanophoren (G) nicht bis zum Epithel reichen, sondern scharf abgegrenzt eine schmale Zone unter ihm frei lassen. Über die feinere Beschaffenheit der Zellen war am Präparat nichts festzustellen, nur ihre etwas abgeplatteten Kerne zeigten sich deutlich. Da nun *Calotes jubatus* im Leben eine grüne Farbe besitzt, die betreffende Hautstelle am

Alkoholmaterial aber prachtvoll blau erscheint, so ist auch gemäss der Analogie mit den Lacertiden wohl unzweifelhaft, dass die unmittelbar unter dem Epithel gelegenen Zellen Lipophoren sind

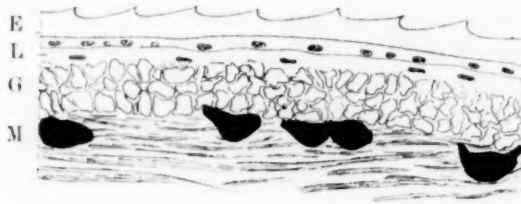


Fig. 2 a.

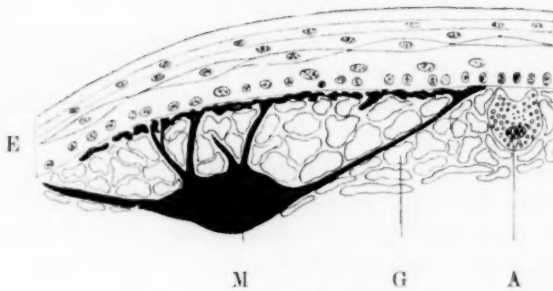


Fig. 2 b.

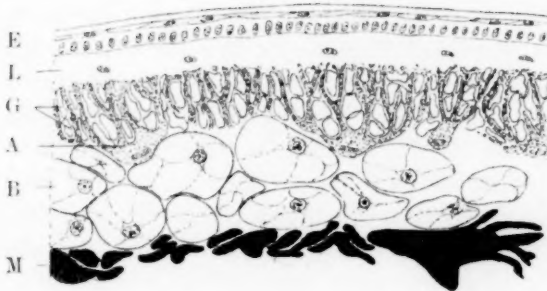


Fig. 2 c.

Anordnung der Chromatophoren in der Haut: a bei *Calotes*, b bei *Uroplatus*, c bei *Phelsuma*. M Melanophoren, G Guanophoren, L Lipophoren, A Allophoren, E Epidermis, B Bläschenzellen. Vergr. 400:1.

und gelbe Fettröpfchen enthielten, wie auch Keller meint: (Manche Calotesarten besitzen übrigens rote Farben im Leben: da sie sich meiner Kenntnis nach in Alkohol nicht erhalten, dürfte auch dieses Rot Lipochrom sein.) Unter der breiten Schicht der Guanophoren (G) liegen die Melanophoren (M), die an der betreffenden Hautstelle das Pigment geballt zeigen, so dass ihre Ausläufer durch die Guanophoren hindurch nicht zu verfolgen sind.

Vergleicht man hiermit Textfig. 2 b, einen Schnitt durch die Haut von *Uroplatus*, einer Form, die den Geckoniden nahe steht, so fällt zunächst auf, dass die Zone der Lipophoren fehlt, indem die Guanophoren (G) fast das Epithel erreichen. Die einzige im Bild sichtbare Melanophore (M) befindet sich im Expansionszustand und entsendet ihre Ausläufer bis unmittelbar unter das Epithel, so dass die pigmenterfüllten Endverzweigungen eine dünne, aber sehr dunkle Zone noch oberhalb der Guanophoren bilden. Da ausser Melanophoren und Guanophoren bei *Uroplatus* noch Allophoren anzutreffen sind, kann er als Beispiel für Kombination 4 gelten. Diese Allophoren (A), deren genauere Untersuchung Aufgabe eines späteren Kapitels ist (siehe S. 165), liegen in der Guanophorenschicht derart eingebettet, dass nur ihre kurzen Ausläufer unmittelbar an die Epidermis reichen.

Kombination 5 endlich ist beim Chamäleon und bei *Phelsuma* verwirklicht, von welcher letzterer Form Textfig. 2 c einen Schnitt durch die Haut darstellt. Die mächtigen Zellen (B) mit grossen Vakuolen und spärlichem Plasmanetz, das den Kern enthält, sind keine Chromatophoren, sondern die vielen Geckoniden eigenen Bläschenzellen. Unter dem Epithel (E) finden wir wieder die Lage der Lipophoren (L), von deren Struktur auch hier nichts Gewisses zu erkennen war. Dann folgen nach innen die Guanophoren (G) und Allophoren (A), die sich insofern etwas verschieden von der Sachlage bei *Uroplatus* (Textfig. 2 c) verhalten, als die Körper der Allophoren meist unterhalb der Guanophoren liegen, so dass die Allophoren basal nicht von Guanophoren umgriffen werden. Es scheint auch, als wenn die Allophoren mit ihren Ausläufern, welche die Guanophorenschicht durchsetzen, nicht wie dort die Unterseite der Epidermis erreichen, sondern schon unterhalb der Lipophoren endigen: dafür spricht sehr die scharfe

obere Grenze der Allophorenschicht, die fast genau mit derjenigen der Guanophoren übereinstimmt. Bisweilen kann man erkennen, dass die Allophoren über den Guanophoren — ganz ähnlich wie die Melanophoren bei *Uroplatus* — eine dünne, aber wohl abgesetzte Pigmentzone mittels ihrer Endverzweigungen bilden. Auch die Melanophoren (M) bieten bei *Phelsuma* Eigentümlichkeiten gegenüber den vorher besprochenen Formen. Zunächst sind sie durch die erwähnten Bläschenzellen von den Guano- und Allophoren getrennt und dann, was mit diesem Verhalten zusammenhängen mag, entsenden sie ihre Ausläufer sehr selten der Epidermis entgegen, sondern stellen ziemlich abgeplattete Zellen dar, die sich in der Ebene der Haut mit ihren Verzweigungen ausdehnen.

Der Kombination 5 gehören auch in gewissem Sinne unsere einheimischen Lacertiden an; doch unterscheiden sie sich vom Chamäleon und *Phelsuma* dadurch, dass zwar an gewissen Hautstellen alle Chromatophorentypen vorhanden sind, aber diese niemals alle unmittelbar übereinander oder durcheinander geschichtet auftreten, sondern anscheinend Allophoren und Lipophoren, die das gleiche Niveau der Haut einnehmen, für einander eintreten. Die Anordnung der Allophoren bietet im Vergleich zu den bei *Uroplatus* und *Phelsuma* geschilderten Variationen wieder einen neuen Befund. Während dort die Allophoren in die Guaninlage eingebettet sind, bilden sie hier eine eigene Zone über den Guanophoren (vgl. A Fig. 46, 47 und 49, Taf. VIII), die im Niveau der Lipophorenschicht (L) entspricht. An Schuppen, die Allophoren und Lipophoren enthalten (Fig. 47, Taf. VIII), bilden die einen die unmittelbare Fortsetzung der anderen, und eine Vermischung von Allophoren und Lipophoren kommt an der Grenzlinie beider Chromatophorenarten nur in sehr geringem Umfang zustande. So bietet die Anordnung der Chromatophoren selbst innerhalb einer Kombination noch mancherlei Verschiedenheiten, deren Kenntnis für das volle Verständnis von Farbenkleid und Farbenwechsel nicht bedeutungslos ist.

Zum Schluss sei noch bemerkt, dass solche organartige Vereinigungen verschiedener Chromatophorentypen, wie sie Ballowitz (1913a, c und d) bei Fischen als chromatische Organe beschrieben hat („Melaniridosome, Erythroiridosome“ u. dgl.), bei Reptilien nicht vorzukommen scheinen.

II. Die Melanophoren.

a) Formverhältnisse.

Die Form der Melanophoren wird in beträchtlichem Maße von der Umgebung beeinflusst, vielfach sogar geradezu von dem Verhalten des umhüllenden Gewebes vorgeschrieben. Den epidermalen Melanophoren stehen nur die schmalen Interzellularräume zwischen den Epithelzellen für die Ausbreitung zur Verfügung; ihnen müssen sich die entsprechend dünnen und meist langen Ausläufer anpassen; der eigentliche Zelleib, zwischen die Epithelzellen eingekellt, weist immer nur geringe Grösse auf, und ebenfalls der Kern zeigt in seiner oft langgestreckten, vielfach unregelmässig gestalteten Form die Wirkung der Raumbegrenzung (vgl. Fig. 62 a—c, Taf. IX).

Günstiger liegen die Verhältnisse in der Regel für die bedeutend grösseren subepidermalen Melanophoren, die, von ausschlaggebender Bedeutung für Färbung und Farbenwechsel, in der oberflächlichen Bindegewebslage unter dem Epithel vorkommen. Ihr Zelleib ist meist kugelig oder ellipsoidisch und entsendet nur nach einer Seite, zum Epithel hin, Fortsätze, deren Verlauf und gegenseitige Divergenz durch die Bindegewebszüge bestimmt sind, die gegen die Epidermis hin ausstrahlen. So haben denn schon mehrere Autoren jene Zellen mit den Purkinjeschen Zellen des Kleinhirns verglichen (vgl. Fig. 1, Taf. V). Wird der Raum zur Entfaltung der Subepidermis eingeschränkt, etwa durch Gegenwart von Hautverknöcherungen, so werden die Zellen abgeplattet, und die Ausläufer gehen allseits vom Rande des mehr oder minder scheibenförmigen zentralen Zellteils ab und liegen mit ihm in der gleichen Ebene. So kommen Melanophoren zustande, die sehr an die sonnenförmigen Schwarzzellen der Fische erinnern und durch die geringe Dicke ihres Zelleibes hervorragend geeignet erscheinen, am Totalpräparat Aufschluss über Kern- und Sphärenverhältnisse zu liefern. Das schönste mir bekannte derartige Beispiel bieten die Melanophoren von *Gecko lepis*, dem madagassischen Schuppengecko (vgl. Fig. 63—67, Taf. IX).

Die in den tieferen Hautschichten gelegenen Melanophoren passen sich gewöhnlich der charakteristischen Anordnung des Bindegewebes an, das hier mehrere Lagen bildet, in deren jeder die Bündel sämtlich parallel verlaufen, während sie von Lage zu

Lage gekreuzt erscheinen. Bei solchen Zellen erfolgt, wie ich für die Blindschleiche gezeigt habe (W. J. Schmidt 1914, S. 13f.), die Ausbildung der Ausläufer überwiegend in zwei zueinander annähernd senkrechten Richtungen, die mit dem Zug der Bindegewebsfasern übereinstimmen.

Sehr eigentümlich geformte Melanophoren beobachtete ich auf der Unterseite der Knochenschuppen in der Rückenhaut von *Lygosoma smaragdinum*, einer Scincide. Die Zellen sind hier aussergewöhnlich stark abgeplattet. Da sie gleichzeitig sehr dicht beieinander liegen, fehlt der Platz zur Entwicklung von Fortsätzen, und so bieten sich denn jene Elemente als unregelmässig vielseitige Scheiben dar, deren Peripherie stellenweise durch kurze schmale Einschnitte in rundliche Lappchen zerschlitzt ist, die rudimentäre Ausläufer darstellen (Textfig. 3a). Bemerkenswert ist, dass Verschmelzungen von Zellen oder einzelnen ihrer Fortsätze nicht eintreten, obwohl durch die innige Berührung vielfach in breiter Strecke die beste Gelegenheit dazu geboten wäre. Stellenweise rücken diese Melanophoren weiter voneinander ab, bilden dann kurze plumpe, lappenartige Fortsätze, die öfter in eine Anzahl meist parallel gerichteter kleinerer Ausläufer zerfallen. Die Verästelungen benachbarter Zellen stossen aufeinander — ohne zu verschmelzen — und so entsteht ein sehr zierliches Netzwerk von Chromatophoren mit unregelmässig rundlichen Maschen (Textfig. 3b). Bei ihrer geringen Dicke zeigen diese Melanophoren von *Lygosoma* den Kern als hellen rund-

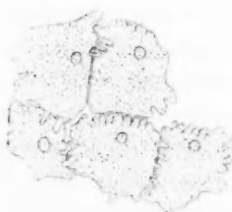


Fig. 3a.

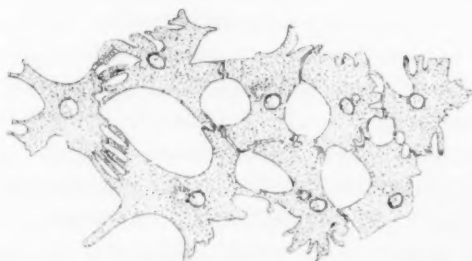


Fig. 3b.

Melanophoren von der Unterseite der knöchernen Rückenschuppen von *Lygosoma smaragdinum*. a Zellen mit kurzen Ausläufern. b netzbildende Zellen. In a und b Stelle des Kerns, in b auch der Sphäre sichtbar.

Vergr. 400:1.

lichen Fleck und oft auch als eine in seiner Nähe gelegene kreisförmige körnchenarme Zone die Sphäre (Textfig. 3a und vor allem 3b).

Echte Anastomosen zwischen den Ausläufern von Melanophoren scheinen bei Reptilien äusserst selten zu sein — wie übrigens auch bei anderen Wirbeltiergruppen. Ich selbst (W. J. Schmidt 1911, S. 350) habe solche von Chromatophoren aus den tieferen Hautschichten von *Geckolepis* beschrieben, aber auch hier waren sie bei den netzbildenden Zellen nur vereinzelt festzustellen. Seitdem ist mir nur noch ein zweiter derartiger Fall und zwar bei den epidermalen Melanophoren jüngerer *Ptychozoon*-embryonen begegnet, auf den ich später nochmals zurückkomme (vgl. S. 154). An den Stellen der dunklen Rückenbinden gewahrt man im Totalpräparat ein äusserst engmaschiges, von Melaninkörnchen gebildetes Netz (Textfig. 9a): seine hellen Lücken entsprechen dem Umfang der basalen Epithelzellen, seine Balken den Interzellularlücken, die durch die Anwesenheit der Melanophoren erheblich erweitert sind. Hier und da verdicken sich die Balken zu rundlichen Anschwellungen, den eigentlichen Zellkörpern der Melanophoren. Man kann durch weite Strecken des Gesichtsfeldes hin diesen Balken nachgehen, ohne auf freie Enden zu stossen, so dass die Tatsache einer Verschmelzung der Ausläufer verschiedener Chromatophoren wohl über jeden Zweifel sicher ist. Aus dem weiteren Verhalten dieser Melanophoren, ihrem später erfolgenden Einwandern in die Kutis (s. S. 154), muss geschlossen werden, dass diese Anastomose der Zellen vorübergehend ist und nachträglich wieder aufgehoben wird. Bei den epidermalen Melanophoren von *Geckolepis* sah ich bisweilen, dass verschiedene Ausläufer ein und derselben Zelle miteinander verschmolzen (Fig. 62c, Taf. IX), eine Tatsache, die ebenfalls für die Möglichkeit einer echten Anastomosenbildung verschiedener Melanophoren spricht. Sind die Melanophoren mesodermale Gebilde, so teilen sie die Fähigkeit, miteinander durch die Ausläufer zu verschmelzen, mit manchen anderen Bindegewebszellen, so dass diesem Faktum kein besonderer Wert beizulegen wäre, wenn dadurch nicht eine Erregungsleitung von Zelle zu Zelle in den Bereich des Möglichen gerückt erschiene. Doch würde auch im letzten Falle jede Zelle insofern eine gewisse Selbständigkeit behalten, als die Pigmentbewegung auf ihre Sphäre zentriert ist.

b) Funktionelle Erscheinungsformen.

Die Form der Melanophoren, über die der vorhergehende Abschnitt einiges brachte, lässt sich in der Regel nur dann richtig beurteilen, wenn das Pigment den Zelleib bis in die äussersten Enden der Ausläufer erfüllt. Ist das nicht der Fall, so entgehen die vom Melanin entleerten Abschnitte der Zelle der Beobachtung, weil das pigmentfreie Melanophorenplasma nur unter besonders günstigen Bedingungen sichtbar wird. Da es bisher bei den Reptilien nicht geglückt ist, an den lebenden Melanophoren die Einzelheiten der Pigmentverlagerung festzustellen, so ist der Nachweis pigmentfreier Ausläufer der Hauptbeweis dafür, dass bei der Pigmentballung die verästelte Form der Zelle unverändert erhalten bleibt und die wechselnden Zustände der Pigmentverteilung auf intrazellulären Körnchenströmungen beruhen. Schon Brücke (1851, S. [198]) vertrat diese Anschauung, und von späteren Forschern haben Keller (1895, S. 144), Thilenius (1897, S. 524), Carlton (1904, S. 263), Parker (1906, S. 401) an Schnittpräparaten vom Melanin entleerte Ausläufer festgestellt. Das gleiche konnte ich (W. J. Schmidt 1911, S. 343 f., 1913, S. 386) für verschiedene Formen bestätigen und die Auffassung der Pigmentbewegung bei Melanophoren als intrazelluläre Körnchenströmung noch dadurch sichern, dass ich einerseits die Kerne der Melanophoren ausserhalb der zusammengeballten Melaninmasse liegen sah — somit zum mindesten der den Kern enthaltende Zellabschnitt bei der Pigmentballung nicht eingezogen wird — andererseits aber in *Geckolepis* und *Uroplatus* Objekte auffand, die in unzweideutiger Weise die Ballungserscheinungen des Pigmentes um die Sphäre in den verschiedensten Zuständen zur Anschauung brachten. Es ist mir nunmehr auch geglückt, bei *Geckolepis*embryonen die vom Pigment entleerten Ausläufer am Totalpräparat darzustellen und so unvergleichlich eindrucksvollere Bilder zu gewinnen, als bisher bekannt waren; denn im Schnittpräparat sind naturgemäss gleichzeitig immer nur wenige Ausläufer und auch diese nur selten in ganzer Ausdehnung zu überschauen. Bevor ich aber darauf eingehe, möchte ich zunächst noch eine Analyse der verschiedenen Bilder vornehmen, die Melanophoren je nach dem Verteilungszustand ihres Pigments darbieten und die man im Gegensatz zu ihrer durch die Gestalt der unveränder-

lichen Zelle bestimmten wirklichen Form als funktionelle Erscheinungsformen bezeichnen könnte. Ballowitz (1914a) hat den praktischen Vorschlag gemacht, die formkonstanten Zellfortsätze als Zellarme (auch die Degenersche Bezeichnung Chromorhizen ist dafür brauchbar) zu benennen, von Pigmentarmen dagegen zu sprechen, soweit diese Zellarme durch die Pigmenterfüllung sichtbar sind. In diesem Sinne treffen die funktionellen Erscheinungsformen der Melanophoren wesentlich das Verhalten der Pigmentarme.

Geht man die Literatur über die Reptilienmelanophoren durch, so macht man die befremdliche Feststellung, dass, abgesehen von meinen diesbezüglichen Mitteilungen (W. J. Schmidt 1911, 1912a, 1913), kaum jemals die Melanophoren in ihren funktionellen Erscheinungsformen bildlich festgehalten wurden — ich sehe hier von Schnittbildern ab, die nur eine unvollkommene Vorstellung derselben zu geben vermögen — und doch bietet schon eine aufmerksame Betrachtung solcher Figuren einen deutlichen Hinweis darauf, dass die funktionellen Erscheinungsformen durch intrazelluläre Körnchenströmungen hervorgerufen werden. Diesen eigenartigen Mangel kann ich mir allein dadurch erklären, dass die meisten Autoren verschmäht haben, Totalpräparate der Haut anzufertigen, die allerdings nur bei Abwesenheit oder nach Entfernung der Guanophoren durch Säuren oder Alkalien brauchbare Bilder geben. Vor allem schön und lehrreich sind solche Präparate von der Haut älterer Embryonen, die bei ihrer geringen Dicke auch eine kräftige Färbung zur Darstellung von Kernen, Sphäre und unter Umständen pigmentfreien Ausläufern gestatten, was bei der Haut erwachsener Tiere in der Regel nicht angeht.

Ein erstes Beispiel einer solchen Reihe funktioneller Erscheinungsformen nach dem ungefärbten Totalpräparat mögen die subepidermalen Melanophoren (der Rückenhaut) von *Uroplatus fimbriatus*, einer den Geckoniden nahestehenden Form, abgeben. Im Zustande vollkommener Pigmentballung, den ich in meinem Material selten beobachten konnte, erscheint das gesamte Melanin dicht zusammengedrängt unter der Form einer im Vergleich zur bedeutenden Grösse der ganzen Zelle sehr kleinen Kugel (Textfig. 4a). Schon der erstaunlich geringe Raum, den das Melanin in diesem Zustande einnimmt, lässt es ausgeschlossen erscheinen, dass diese kugelige Masse den gesamten Zelleib dar-



Fig. 4a



Fig. 4b



Fig. 4c



Fig. 4d

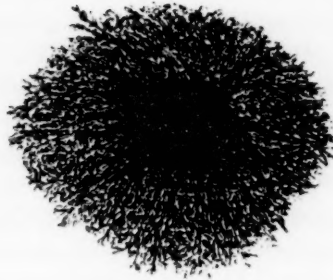


Fig. 4e

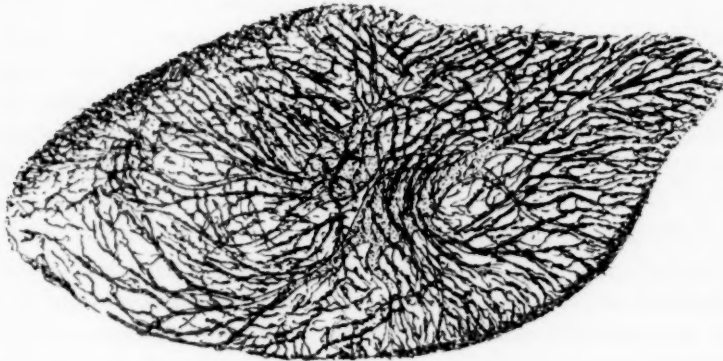


Fig. 4f

Funktionelle Erscheinungsformen von subepidermalen Melanophoren, a—e aus der Rückenhaut, f aus der Bauchhaut von *Uroplatus*. a Melaninkörnchen vollkommen geballt, b—d fortschreitende Expansionsstadien, e maximale Ausbreitung des Pigments; f zwei Melanophoren, die eine Bauchschuppe versorgen (maximale Pigmentexpansion), Mehrzahl der Ausläufer bei hoher Einstellung, die beiden durchscheinenden Zellkörper mit den proximalen Teilen der Fortsätze bei tiefer Einstellung gezeichnet. Vergrößerung: a—e 233:1, f 280:1.

stellen könnte, der nach Art von Pseudopodien seine Ausläufer eingezogen hätte. Beginnt das Pigment sich auszubreiten, so werden allmählich die proximalen Teile der Ausläufer von ihm erfüllt und damit sichtbar (Textfig. 4 b). Die scheinbaren Enden dieser Ausläufer sehen oft wie quer abgeschnitten aus, eine Eigentümlichkeit, auf die ich schon früher hingewiesen habe (W. J. Schmidt 1912a, S. 231). Ein solches Verhalten wäre für die Enden von Pseudopodien bei ihrer flüssigen Natur ganz ausgeschlossen, da der Oberflächenspannung ein Abrundungsbestreben innewohnt. Für die beiden folgenden Abbildungen (Textfig. 4 c und d), die weiter fortgeschrittene Expansionsstadien darstellen, muss ich bemerken, dass die Enden der Ausläufer nicht etwa so dunkel erscheinen, weil in ihnen das Pigment besonders stark angehäuft wäre, sondern dass diese Teile der Fortsätze grossenteils in der Achse des Mikroskops verlaufen und daher das Pigment in dickerer Schicht färberisch zur Geltung kommt; ausserdem habe ich mich der dunkleren Tönung bedient, um die plastischen Verhältnisse der Zellen einigermaßen hervortreten zu lassen. Nicht immer erfolgt das Ausbreiten des Pigments so gleichmässig wie in den dargestellten Fällen, sondern bisweilen eilen einzelne Ausläufer mit der Pigmenterfüllung anderen voraus. Auch erscheinen die Enden der Fortsätze keineswegs stets scharf abgeschnitten, sondern oft erfolgt der Eintritt der Melaninkörnchen (bzw. ihre zentripetale Wanderung) zunächst nur in geringem Umfange, so dass man Ausläufern begegnet, die allein in ihrem basalen Teil stark mit Pigment erfüllt sind, in der Peripherie dagegen nur spärliche Melaninkörnchen zeigen, wobei der pigmentarme Teil manchmal gegenüber dem pigmenterfüllten verschmälert erscheint. Bei maximaler Expansion (Textfig. 4 e) verschwindet der Zellkörper einerseits durch seine Entleerung vom Pigment (s. S. 143), andererseits durch die Überlagerung von seiten der melaninerfüllten Enden der Ausläufer fast oder ganz bei Betrachtung der Totalpräparate von der Oberseite der Haut her. Eine Unmenge zartester Endverästelungen der Zelle ist nunmehr von den Melaninkörnchen eingenommen, so dass der Eindruck von Tausenden kleinen schwarzen Tüpfchen erweckt wird, die (bei Erhaltung der Guanophoren) in den Lücken zwischen den Guanophoren auftreten und die Dunkel-färbung der Haut bewirken. In diesem Gewirr von schwarzen

Fleckchen gehen die gröberen Verzweigungen der Zelle vollständig unter.

Wie bedeutend die Leistung einer einzelnen Zelle hinsichtlich der Verdunkelung einer Hautstelle ist, mag Textfig. 4 f zeigen, die eine Bauchschuppe von *Uroplatus* darstellt, welche von zwei Melanophoren versorgt wird, die bei maximaler Expansion die gesamte Oberfläche der Schuppe mit einem reichen Netzwerk dunkler Stränge versehen. Bei aufmerksamer Betrachtung der Figur sind die Zellkörper der beiden Melanophoren mit ihren gröberen Verzweigungen sichtbar, die bei tieferer Einstellung gezeichnet wurden. Gleichzeitig gibt die Abbildung im Vergleich mit Textfig. 4 e eine Vorstellung davon, wie verschieden die Verzweigungsformen der Melanophoren bei ein und derselben Art sein können.

Es ist vielleicht nicht unnötig, hervorzuheben, dass sich an fixiertem Material natürlich nicht unterscheiden lässt, ob eine Zelle — die Zustände äusserster Expansion und völliger Pigmentballung ausgeschlossen — in Expansion oder Retraktion des Pigmentes begriffen ist und somit die Zusammenstellung einer Anzahl von Zellen zu einer kontinuierlichen Reihe funktioneller Erscheinungsformen mit einer gewissen Willkür notwendig verbunden sein muss. Doch wird dieser die mittleren Zustände der Pigmentverteilung treffende Fehler dadurch wettgemacht, dass tatsächlich Expansions- und Retraktionsstadien, in einem sehr kurzen Zeitabschnitt im Leben beobachtet, keinerlei Unterschiede zeigen würden.

Wertvoller noch sind die Aufschlüsse an solchen Präparaten, die gleichzeitig Kerne und Sphäre zu erkennen gestatten. Als ein vorzügliches Objekt dieser Art erwiesen sich die subepidermalen Melanophoren älterer Embryonen von *Gecko verticillatus*, auf die sich Textfig. 5 a—c bezieht. Im Zustande starker Ballung (Textfig. 5 a) erscheint das Pigment als dichte kugelige Anhäufung, von der nur vereinzelte kurze, spärliche Körnchen enthaltende Züge ausgehen, welche die Lage einiger Ausläufer andeuten. Dicht bei dieser Pigmentkugel und zum Teil in sie eingesenkt, findet sich der Kern. Da nun der Kern niemals frei von Protoplasma ausserhalb der Zelle liegen kann, so weist schon dieses Verhalten zwingend darauf hin, dass sich die Ausdehnung der Zelle über einen grösseren Raum erstrecken muss als den.



Fig. 5a



Fig. 5b

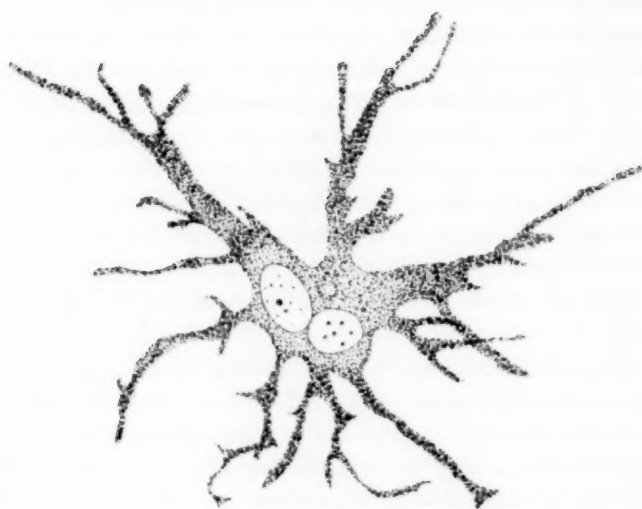


Fig. 5c

Funktionelle Erscheinungsformen subepidermaler Melanophoren eines älteren, etwa 10 cm langen Embryos von *Gecko verticillatus* aus der Rückenhaut. a Melaninkörnchen fast völlig geballt; neben der Pigmentkugel, zum Teil in sie eingesenkt, der Kern; b mittlere Pigmentverteilung, heller Sphärenfleck, umgeben von stärkerer Pigmentansammlung, und die beiden Kerne sichtbar; c stärkere Pigmentausbreitung, Sphärenfleck im Winkel zwischen den beiden Kernen infolge des Abströmens der zentralen Pigmentmasse nur noch undeutlich kenntlich. Vergr. 960:1.

der durch die Verteilung des Pigments gekennzeichnet ist. In diesem Zustand starker Ballung verrät sich die Lage der Sphäre in der Pigmentkugel oft nicht. Wenn aber das Pigment zum Teil in die Ausläufer abgeströmt ist und nach aussen hin die scharfe Begrenzung des kugeligen Pigmentballens sich verliert, dann taucht auch in seinem Innern ein kleiner heller Fleck auf, der die Lage der Sphäre angibt (Textfig. 5b). Die Kerne, die vorhin ganz oder zum Teil ausserhalb des Pigments lagen, erweisen sich nun deutlich als im Innern des Zellkörpers gelegen, der durch die Erfüllung mit Melaninkörnchen in weiterem Umfange sichtbar geworden ist. Aus ihrem konstanten Lageverhältnis zur Sphäre (vgl. auch Textfig. 3 b, S. 121) lässt sich erkennen, dass sie während der Pigmentströmungen ihren Platz im wesentlichen unverändert einhalten (vgl. auch Ballowitz 1913, f, g). Bei noch stärkerer Expansion verschwindet die kugelige Pigmentansammlung ganz und die Stelle der Sphäre ist nur mehr schwer festzustellen als ein kleiner, rundlicher, körnchenfreier oder -armer Bezirk (Textfig. 5c). Hinsichtlich der Abbildungen muss ich noch bemerken, dass der Zellkörper nicht mit den Ausläufern in einer Ebene gelegen ist, sondern diese von jenem nach der Epidermis hin emporstreben, was in den Figuren nicht zum Ausdruck kommt. —

Wenden wir uns nunmehr zur Untersuchung der vom Pigment entleerten Ausläufer bei *Geckolepis polylepis*. Schon früher (W. J. Schmidt 1911) habe ich auf die subepidermalen Melanophoren dieser Form als hervorragend geeignet zum Studium der wechselnden Zustände der Pigmentballung aufmerksam gemacht, ein Material, das dem klassischen Objekt zur Beobachtung der Sphären, den schwarzen Chromatophoren des Hechtes, sich würdig anreihet, leider aber schwer erreichbar ist. Damals beschränkte ich mich auf die Prüfung der Melanophoren des erwachsenen Tieres, die ich an Schnitten und einzelnen der sehr platten zu Totalpräparaten verarbeiteten Schuppen untersuchte. Die letzten sind aber bei starker Färbung trotz ihrer geringen Dicke immerhin zu undurchsichtig, um den Gebrauch stärkster Vergrösserungen zu gestatten. Dieses Mal benutzte ich daher als Objekt die Schuppen älterer Embryonen, die wesentlich dünner sind. Sie lassen sich leicht aus der Haut lösen und geben, mit verdünntem Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt und in Balsam eingeschlossen, die prächtigen Bilder, welche auf Taf. IX

zu sehen sind. Wie schon erwähnt, gehören die Melanophoren von *Geckolepis* zu den stark abgeplatteten Zellen, bei denen Zelleib und Ausläufer in einer Ebene liegen. Die Ausläufer gehen meist radiär vom Zellkörper ab und verästeln sich nur spärlich. Die Zellen gleichen somit durchaus denen des erwachsenen Tieres und erscheinen im wesentlichen fertig ausgebildet. Doch werde ich im Abschnitt über die Entwicklung der Melanophoren Gelegenheit haben, auf einige hierhin gehörige Dinge nochmals zu sprechen zu kommen (siehe S. 158).

Im Zustand mittlerer Pigmentexpansion (Fig. 64, Taf. IX) treten die Ausläufer der Zellen, infolge ihrer Erfüllung mit hellbräunlichen Melaninkörnchen, schon bei mässigen Vergrösserungen in ganzer Ausdehnung leicht erkennbar hervor. Im Zelleib liegt der (meist in Zweizahl vorhandene) Kern etwas exzentrisch und mehr der Mitte genähert, oft auch genau in ihr, die deutlich blau gefärbte, rundliche, grosse, von Melanin freie Sphäre. Sie wird nicht nur durch ihre gegenüber dem Plasma stärkere Färbbarkeit, sondern auch dadurch auffällig, dass sie in ähnlicher Weise, wie das vorhin für die Melanophoren anderer Formen beschrieben wurde, von einer kreisförmigen dichteren Ansammlung von Melaninkörnchen umgeben ist, die nach aussen hin sich allmählich ins umgebende Pigment verliert, dagegen nach innen, zur Sphäre hin, ziemlich scharf begrenzt aufhört.

Bei stärkerer Ballung des Pigments (Fig. 65, Taf. IX) lassen sich die Melaninkörnchen nur im basalen Teil der Ausläufer dicht gedrängt beobachten; nach der Peripherie zu nehmen sie allmählich an Masse ab, werden immer vereinzelter und schwinden schliesslich. So scheinen die Zellen bei schwächerer Vergrösserung nur kurze (durch die Anwesenheit des Melanins gekennzeichnete) Ausläufer zu besitzen. Untersucht man aber derartige Zellen mit Immersionssystemen, so gewahrt man, dass die Zellfortsätze viel länger sind, dass sie sich, leicht blau gefärbt, über den pigmenthaltigen basalen Teil hinaus noch weiter fortsetzen (Fig. 65, Taf. IX); so entspricht der Umfang einer derartigen Melanophore demjenigen einer Zelle mit vollkommen ausgebreitetem Pigment. Man erkennt jetzt auch, dass die Abgrenzung der melaninhaltigen Teile der Chromatophoren peripher keineswegs so scharf erfolgt, als man nach dem Bild bei schwächeren Vergrösserungen erwarten sollte;

vielmehr lassen sich fast überall in den blau gefärbten Abschnitten der Fortsätze vereinzelte bräunliche Pigmentkörnchen feststellen, die der Beobachtung mit schwächeren Objektiven entgehen. Es liegt also hier eine Melanophore vor, deren Ausläufer grossenteils vom Pigment entleert sind, vermöge ihrer Färbbarkeit mit Hämatoxylin aber sichtbar bleiben.

Eingehende Betrachtung der pigmentfreien Ausläufer lehrt, dass sie (auf diesem Stadium) nicht homogen sind, sondern eine feine Körnung besitzen. Bei der geringen Grösse der Körnchen hält es sehr schwer, sich ihrer Farbe zu vergewissern und zu entscheiden, ob die Körnchen blau gefärbt sind und nur durch ihre Gegenwart der ganze Ausläufer blau erscheint, oder ob die Körnchen von anderer Farbe sind und ihren blauen Schimmer einzig der Einbettung in blau gefärbtes Protoplasma verdanken, das keine weitere Struktur erkennen lässt. Und wenn die Körnchen nicht blau gefärbt sind, welche Eigenfarbe kommt ihnen zu? Und weiter, stellt diese Körnung eine Struktur des Ausläuferplasmas dar, oder handelt es sich um Granula, die in das Protoplasma eingelagert sind und gleich den Melaninkörnchen intrazellulärer Wanderung fähig sind? Diese Fragen lassen sich auf dem vorliegenden Expansionszustand der Melaninkörnchen nicht beantworten; zu ihrer Lösung sind Zellen mit stärkerer Ballung des Pigments geeigneter.

Betreffs des Verhaltens der übrigen Zellteile auf dem letztbeschriebenen Stadium sei noch erwähnt, dass mit der zentralen Anhäufung des Pigments Kerne und Sphäre durch Überlagerung mit Melaninkörnchen manchmal, aber keineswegs immer unsichtbar werden. Später bei maximaler Ballung der Melaningranula treten die Kerne, neben dem Pigmentballen gelegen, mindestens zum Teil wieder hervor, und oft lässt sich auch in der kuchenförmigen Pigmentmasse (siehe unten) als helle, zentrale Stelle die Lage der Sphäre erkennen. —

Nähert das Pigment sich dem Zustand fast völliger Ballung (Fig. 66, Taf. IX), so beschränkt es sich auf den eigentlichen Zelleib und die Ausläufer lassen nichts mehr von bräunlichen Melaningranula wahrnehmen. Dagegen treten in ihnen um so deutlicher die blauen Granula hervor. In die Peripherie der etwas unregelmässig gestalteten, aber nach aussen hin gut abgesetzten, zusammengeballten Pigmentmasse tauchen die beiden

Kerne ein, die eigentümlich verzerrt sind, indem sie, zum Teil in die Basen der Ausläufer hineingepresst, lappige Anhänge erhalten. Ob es sich hier um eine Schrumpfungerscheinung handelt, oder ob ein natürliches Verhalten vorliegt, lässt sich nach dem Bild am Dauerpräparat nicht entscheiden.

Bei völliger Pigmentballung (Fig. 67, Taf. IX) stellt das gesamte Melanin eine im Vergleich zur ganzen Zelle kleine, in Flächenansicht kreisförmige, in der Mitte der Melanophore gelegene Ansammlung dar. Schnitte ergeben, dass dieser Pigmentballen nicht kugelig, sondern entsprechend der Abplattung der Zelle zusammengedrückt ist, so dass er am besten als kuchenförmig beschrieben wird (vgl. Textfig. 6). In seiner Mitte lässt sich bisweilen, und zwar sowohl an Schnitten (vgl. W. J. Schmidt 1911, S. 345), als auch am Totalpräparat die Sphäre als kleine, punktartige Aufhellung erkennen. Die beiden Kerne befinden sich nunmehr ausserhalb des zusammengeballten Pigments, so dass auch in dieser Hinsicht *Geckolepis* ganz mit den früher beschriebenen Fällen (siehe S. 128) übereinstimmt.

Unser besonderes Interesse erregt das Verhalten der pigmentfreien Ausläufer auf dem Zustand vollkommener Pigmentballung. Während ihre Beobachtung auf den früher geschilderten Stadien keine besondere Aufmerksamkeit voraussetzt, erscheinen sie nunmehr in den Präparaten viel blasser und entgehen daher dem Auge leicht. Forscht man diesem Unterschied nach, so findet man bald, dass er in dem Fehlen oder wenigstens dem sehr spärlichen Auftreten der blauen Granula in den Ausläufern bedingt ist. Die Ausläufer erscheinen jetzt streckenweise vollkommen homogen. Daraus muss geschlossen werden, dass bei völliger Pigmentballung auch die blauen Granula aus den Fortsätzen zur Mitte hin abströmen, und tatsächlich sieht man den zentralen Melaninkuchen von einem Ring blauer Granula umgeben (Fig. 67, Taf. IX), der bei ihrer dichten Lagerung ziemlich kräftigen Farbton besitzt. Dieser blaue Ring ist bei schwächeren Vergrößerungen womöglich noch auffallender, da er neben den Kernen und dem Pigmentballen die ganze Melanophore auszumachen scheint, weil die pigmentleeren Ausläufer verborgen bleiben.

Mit diesen Feststellungen erledigen sich die vorhin aufgeworfenen Fragen in folgendem Sinne. Die Körnung, welche in

den von Melaningranula entleerten Ausläufern sichtbar wird, beruht auf der Gegenwart von Granula im Protoplasma der Zellfortsätze. Diese Granula strömen bei maximaler Ballung des Pigments gleich den Melaninkörnchen, die ihnen in der zentripetalen Wanderung vorausgehen, zur Sphäre und ballen sich dabei um die schon angehäuften Melaninmasse herum. Wäre die Farbe der Granula nicht blau, so müsste ihre Eigenfarbe bei dieser Ballung in gesteigerter Intensität zu sehen sein. Da aber die gehäuft liegenden Granula in stärker blauem Ton erscheinen als die in den Ausläufern verteilten und da ferner auch schon einzeln gelegene Melaninkörnchen deutlich bräunliche Farbe aufweisen, so muss den in Rede stehenden Körnchen eine blaue Farbe zugesprochen werden. Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen ferner später mitzuteilende histogenetische Tatsachen (siehe S. 159): die blauen Granula sind nämlich unreife Melaninkörnchen, die noch nicht oder nur unwesentlich ausgefärbt sind. Eine Erklärung für die Möglichkeit einer sukzessiven Ballung der beiderlei in den embryonalen Melanophoren enthaltenen Granula soll hier nicht versucht werden. Ich begnüge mich mit dem Hinweis, dass Ballowitz (1915, S. 201) an den Rotzellen von *Hemichronis* im Leben feststellte, dass die Ballung und Ausbreitung der hier vorhandenen groben und feinen Körnchen nicht isochron erfolgt, vielmehr die grösseren Körnchen schon zusammengeballt sein können, während die kleineren sich noch in den Ausläufern befinden. Auch hat der gleiche Autor (1913e, S. 215) beobachtet, dass die beiden verschiedenartigen Pigmente in den Xanthoerythrophoren von *Xiphophorus*, *Betta*, *Badis* eine gewisse Unabhängigkeit hinsichtlich ihrer Ballung besitzen. —

Schliesslich gebe ich zum besseren Verständnis der Flächenbilder hier noch einen Querschnitt (Textfig. 6) einer in vollkommener Pigmentballung befindlichen Melanophore der erwachsenen *Geckolepis* nach einem Schnittpräparat. Schon früher (W. J. Schmidt 1911) habe ich derartige



Fig. 6.

Querschnitt durch eine subepidermale Melanophore von *Geckolepis*. Zwei pigmentleere Ausläufer, der rechte in längerer Strecke getroffen. Pigment zentral zu einer kuchenförmigen Masse geballt, neben dieser der Kern. Vergr. 960:1.

Bilder in verschiedenen Zuständen der Pigmentverteilung in Zeichnungen wiedergegeben und ausführlich besprochen, so dass ich mich hier kurz fassen kann. Man sieht den zentralen Zellteil mit zwei vollkommen pigmentleeren Ausläufern, von denen nur der rechte eine längere Strecke in der Schnittebene verläuft. An seiner Basis liegt ausserhalb der zusammengeballten Melaninmasse ein Kern, der zum Teil wohl noch in den Ausläufer selbst hineinragt. Der Melaninballen ist entsprechend der Scheibenform der Zelle abgeplattet, so dass er mit Rücksicht auf sein kreisförmiges Aussehen im Flächenbild wohl den Namen Melaninkuchen vertragen kann. Seine Gegenwart bedingt die Anschwellung des eigentlichen Zellleibes gegenüber den Ausläufern. An der hier dargestellten Melanophore war die Sphäre nicht kenntlich; doch habe ich sie früher an solchen Schnitten öfter beobachtet und auch abgebildet.

Überschauen wir nochmals die in diesem Abschnitt festgestellten Tatsachen, so kann es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass auch die spezifische Tätigkeit der Reptilienmelanophoren auf intrazellulären Körnchenströmungen beruht.

c) Kernverhältnisse.

Während für die Melanophoren der Fische schon längere Zeit bekannt war, dass die Zahl der Kerne vielfach zwei, gelegentlich sogar noch mehr beträgt, ist ein gleiches Verhalten bei Reptilien erst durch meine Untersuchungen bei *Geckolepis* (und den Allophoren von *Phelsuma*) erbracht worden (W. J. Schmidt 1911, S. 345). Hier erwiesen sich die Zellen vielfach als zweikernig. Später beobachtete ich das gleiche bei *Uroplatus* (1913, S. 387), und in der vorliegenden Arbeit habe ich schon einen dritten derartigen Fall bei *Gecko verticillatus* erwähnt. Auch unter den Melanophoren auf der Unterseite der Knochenschuppen von *Lygosoma* (vgl. S. 121) fand ich vereinzelt zweikernige. Bei all diesen Formen kommen neben den zweikernigen Melanophoren auch einkernige vor. Manchen Arten scheinen die zweikernigen Melanophoren gänzlich zu fehlen, wie den einheimischen Lacertiden; überhaupt sind sie ausserhalb der Gruppe der Eidechsen noch nicht festgestellt und finden sich auch hier nach den bisherigen Beobachtungen vornehmlich bei den

Geckoniden und ihren nächsten Verwandten, den Uroplattiden. Alle Fälle von Zweikernigkeit bei den Reptilienmelanophoren betreffen in der Kutis gelegene Chromatophoren; in der Epidermis sind zweikernige Zellen noch nicht gesehen worden. Mehr als zweikernige Melanophoren, die auch bei Fischen vereinzelt festgestellt sind, sah ich nur in zwei Fällen bei einem älteren Embryo von *Gecko verticillatus* und zwar handelte es sich beidemal um dreikernige Melanophoren (Textfig. 7a u. b), die in übereinstimmender Weise einen grossen und zwei wesentlich kleinere Kerne enthalten, welche letzte untereinander von annähernd gleicher Grösse sind. Da die beiden Zellen sich ebenfalls darin gleich verhalten, dass die beiden kleineren Kerne beieinander liegen, nicht durch den grösseren voneinander getrennt, und da ferner bei zweikernigen Melanophoren beide Kerne gleich gross sind, so ist es wohl sicher, dass die dreikernigen Melanophoren aus zweikernigen dadurch hervorgegangen sind, dass einer der beiden primären Kerne sich nochmals geteilt hat: aus seiner Zerlegung sind die beiden kleineren Kerne der dreikernigen Melanophoren entstanden. Es fragt sich nun zunächst, wie überhaupt die Zweikernigkeit der Melanophoren entsteht, ob durch Mitose oder Amitose.

Flemming (1890, S. 276f.) hat zunächst Mitosen an den Melanophoren des parietalen Bauchfells der Salamanderlarve und der Binde substanz der Schwanzflosse des gleichen Tieres beobachtet. Meves (ebendort, S. 285) auch an den intraepithelialen Zellen. Während nun bei den kleineren Melanophoren der Zellkörper sich mehr oder weniger ausrundet, aber ohne dass die Ausläufer eingezogen werden, und mit dem Übergang vom Diaster zum Dispirem die Abschnürung der beiden Tochterzellen im Äquator des Zelleibes erfolgt, bleibt bei den grossen Pigmentzellen eine solche Ab-



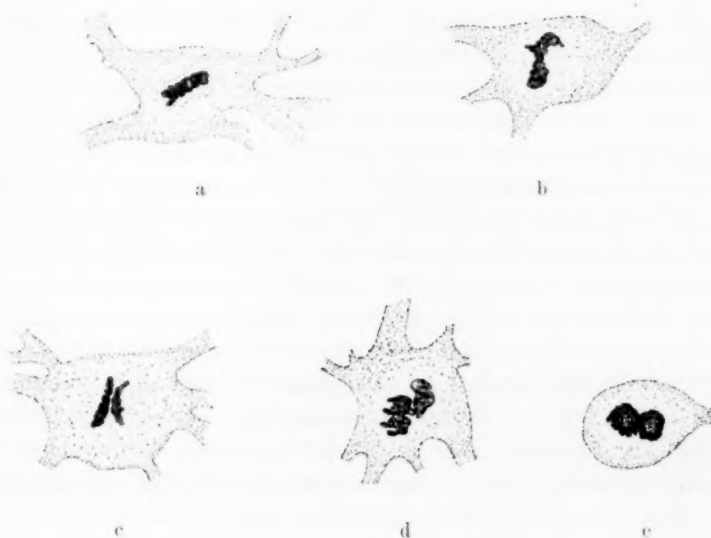
Fig. 7

Dreikernige Melanophoren aus der Rückenhaut eines älteren Embryos von *Gecko verticillatus*. (Ausläufer nur zum Teil gezeichnet.) Vergr. 960:1.

schnürung während der Mitose aus, so dass die Kernteilung zunächst zum Zustand einer zweikernigen Zelle führt. Da aber die Zahl der doppelkernigen Pigmentzellen im Verhältnis zu den einkernigen bei älteren Salamanderlarven keineswegs vermehrt erscheint, und sich auch Formen finden, welche deutlich eine nachträgliche, der abgelaufenen Mitose erst lange nachfolgende Zertrennung des Zellkörpers dartun, so nimmt Flemming an, dass eine nachträgliche halbierende Zerlegung des Zellterritoriums eintritt; allerdings sollen die Tochterzellen durch eine oder mehrere schmale Brücken (Ausläufer) in Zusammenhang bleiben. Ferner berichtet Flemming (S. 281), dass während der Kernteilung der grossen Zellen ihre Ausläufer aus der platten in eine mehr drehrunde Form übergehen, daher feiner verästelt, aber dunkler gefärbt erscheinen; nach dem Dispirem verschwindet die Verschmälerung der Ausläufer wieder und unterbleibt auch bei der nachträglichen Zerlegung des Zelleibes. Die Vermutung Solgers, dass Pigmentzellen insbesondere in späteren Entwicklungsstadien oder im erwachsenen Tierkörper ihre Kerne auf nicht mitotischem Wege vermehren mögen, will Flemming (S. 285) nicht ausschliessen. Zimmermann (1890, S. 404) fand bei Salamanderlarven, die sich durch ihr rapides Wachstum vor ihren Genossen auszeichneten, sämtliche Pigmentzellen von Bauchfell und Schwanz schon im Übergang des Doppelsterns zum Doppelknäuel äquatorial eingeschnürt; doch blieben auch hier zwischen den Tochterzellen gewöhnlich Verbindungsbrücken bestehen. Der Autor zieht daraus den Schluss, dass eine verzögerte Zelleibsteilung bei den Pigmentzellen der Salamanderlarven wohl vorkommt, dass sie aber durch abnorme Zustände erzeugt sei. Weiter teilt Zimmermann mit, dass bei den intraepithelialen Pigmentzellen im Beginn der Teilung die Ausläufer eingezogen werden, dass ferner das Pigment die Peripherie der Zelle einnimmt und insbesondere an den Stellen, an welchen früher Hauptausläufer abgingen, gehäuft erscheint. Sobald aber die Spiremfäden in der Peripherie zerreißen und der Monaster beginnt, sieht man regelmässig Pigmentkörnchen zwischen den Chromatinschleifen auftreten. Beginnt aber der Diaster sich auszubilden, so werden die Polfelder und Umbiegungsstellen der Schleifen völlig frei von Pigment, dessen Masse sich im Äquator ansammelt. Die Einschnürung

geht bald durch die Pigmentmassen hindurch und halbiert sie, wobei die Teilung eine vollständige ist und keine Verbindungen zurückbleiben, im Gegensatz zu den Melanophoren der Kutis. Anordnung der Pigmentkörnchen in Reihen, entsprechend der achromatischen Spindel, wurde nie beobachtet. Schliesslich weist Zimmermann (S. 409) darauf hin, dass die intraepithelialen Melanophoren, die Teilungsvorgänge zeigten, nur geringen oder mittleren Pigmentgehalt besaßen. Wenn man nun nach den Berichten von Flemming und Zimmermann geneigt sein sollte, die Zweikernigkeit der Melanophoren auf mitotische Kernteilung zurückzuführen, so wird die Sachlage dadurch wesentlich verwickelter, dass Zimmermann (1893 b, S. 77) bei Knochenfischen Verhältnisse beobachtete, die für eine amitotische Teilung sprechen: bei mehrkernigen Zellen sollen nämlich die Kerne paarweise oder alle miteinander durch feinste Fäden zusammenhängen, ein Zustand, den der Autor auf eine unvollständig erfolgte Kernzerstückelung infolge mechanischer Insulte bei der Pigment-

Fig. 8



Mitotische Kernvermehrung der Melanophoren aus der Rückenhaut eines älteren Embryos von *Gecko verticillatus*. Vergrößerung 1080:1.

ballung zurückführt. Nach dieser letzten Anschauung von Zimmermann glaubte auch ich die Zweikernigkeit der Melanophoren von *Geckolepis* und der Allohoren von *Phelsuma* erklären zu müssen (W. J. Schmidt 1911, S. 348).

Weil schon bei älteren Embryonen von *Geckolepis* und *Gecko verticillatus* zweikernige Melanophoren vorkommen (siehe S. 128 u. 130—132), muss ihre Kernvermehrung bei den Eidechsen wenigstens zum Teil in embryonaler Zeit vor sich gehen, und da ich unter zahlreichen Schnitten der erwachsenen Formen niemals irgendwelche Teilungsvorgänge am Kern sah, musste ich schliessen, dass die Vermehrungsvorgänge des Kerns, wenn auch vielleicht nicht ausschliesslich, so doch überwiegend in den späteren Embryonalstadien sich vollziehen. Diese Überlegung veranlasste mich, die Totalpräparate der embryonalen Haut von *Geckolepis* und *Gecko verticillatus* auf Kernteilungszustände durchzusehen, und in der Tat glückte es mir, bei der letztgenannten Form mitotische Teilung der Melanophorenkerne festzustellen. Alle von mir beobachteten Fälle betrafen einkernige Melanophoren, die also im Begriff stehen, zweikernig zu werden; ein Teilungsschritt, der zur Dreikernigkeit führte begegnete mir nicht. Ich sah alle Stadien der Kernteilung von der Äquatorialplatte bis zur Rekonstruktion der Tochterkerne (Textfig. 8a—e), leider nicht die früheren, die vielleicht am ehesten Aufschluss über das sonderbare Verhalten der Sphäre gegeben hätten. Die Mitose selbst bietet keine Besonderheiten; in den Präparaten traten nur die chromatischen Elemente der Teilungsfigur hervor, doch ist dadurch natürlich die Gegenwart der achromatischen Bestandteile, Spindel und Polstrahlungen, keineswegs in Frage gestellt. Auffallend war mir nur die geringe Entfernung, in der die Tochterplatten (d) und in Rekonstruktion begriffenen Tochterkerne (e) voneinander liegen. Vielleicht hängt dies damit zusammen, dass eine Durchschnürung des Zelleibes in der Regel wenigstens nicht der Teilung folgt. Nur in einem Falle schien mir an einer Zelle mit rekonstruierten Kernen eine Art Querfurchung einzutreten; doch konnte ich mich dieses Verhaltens nicht mit hinreichender Genauigkeit vergewissern. Die Tatsache vielmehr, dass an den zahlreichen zweikernigen Zellen, deren Kerne vollkommen in den Ruhezustand zurückgekehrt waren, niemals etwas von Zweiteilung des Zelleibes

zu erkennen war, in Verbindung mit dem weiteren Befund, dass bei manchen erwachsenen Formen (*Uroplatus*) die Mehrzahl der Melanophoren zweikernig ist, zwingt zur Annahme, dass der mitotischen Kernteilung der Melanophoren nicht etwa eine nachträgliche Zweiteilung des Zelleibes folgt. Auch die dreikernigen Melanophoren sprechen — mag die sekundäre Zweiteilung eines der Kerne sich mitotisch oder amitotisch abspielen — für das Ausbleiben einer Durchschnürung des Zelleibes nach der ersten Kernteilung. Schliesst man sich dieser Deutung, dass die zweikernigen Melanophoren beim Erwachsenen aus einkernigen in embryonaler Zeit durch Mitose hervorgehen, nicht an, so bleibt nur die Annahme übrig, dass die zweikernigen Melanophoren sich nachträglich in zwei einkernige Tochterzellen zerlegen und diese erst und zwar auf amitotischem Wege — denn sonst kann man sich ja unserer Auffassung anschliessen — die zweikernigen Zellen des Erwachsenen aus sich hervorgehen lassen. Abgesehen von ihrer Kompliziertheit lassen sich aber für eine derartige Lösung der Frage keinerlei Beobachtungstatsachen anführen.

Fasst man die übrigen Zellteile bei der Mitose der Melanophoren ins Auge, so bietet die Sphäre ein sonderbares Verhalten dar. Wie schon erwähnt, konnte ich die ersten Stadien der Mitose nicht beobachten; jedenfalls aber war die für die Sphäre charakteristische Ballung des Pigments auf den späteren Teilungszuständen niemals zu sehen. Das legt die Annahme nahe, dass die Sphäre bei der Ausbildung der Kernspindel in deren Zentrosome überging, eine Auffassung, zu der man geradezu genötigt wird, wenn man nicht die Annahme machen will, dass die Sphäre der Melanophoren eine vom Zentrosom gänzlich verschiedene Bildung sei. Es ergibt sich bei dieser Sachlage nun die Frage, wie es möglich ist, dass der durch Mitose entstandenen zweikernigen Melanophore nur ein Zentrosom (Sphäre) zukommt — wie ja allenthalben zu beobachten ist — während doch am Ende der Mitose zwei Zentrosome vorhanden sein müssten. Die Einzahl der Sphäre in zweikernigen Melanophoren fände ja bei Annahme einer amitotischen Kernvermehrung, die sich ohne Beteiligung des Zentrosoms vollzieht, eine befriedigende Erklärung; doch muss ich nach obigen Auseinandersetzungen, und sie treffen unzweifelhaft für die embryonalen zweikernigen Melanophoren zu, eine direkte Kernteilung

ausschliessen. Man könnte nun denken, dass nach Abschluss der mitotischen Kernteilung eines der beiden Zentrosome zugrunde ginge; doch scheint mir eine andere Möglichkeit eher gegeben zu sein, dass nämlich die Zentrosomen durch eine Zentrodeseose während der Teilung dauernd verknüpft bleiben und sich nach ihrem Abschluss wieder vereinigen; vielleicht erscheint eine solche Deutung bei der geringen Entfernung, welche die Tochterknäuel voneinander besitzen, nicht ganz verkehrt; da mir indessen Beobachtungen über das Verhalten der Spindel fehlen, muss ich diesen Hinweis ausdrücklich als das bezeichnen, was er ist, als eine Vermutung, deren Bewahrheitung künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben muss. Doch sei hier daran erinnert, dass ich früher (W. J. Schmidt 1911, S. 345) bei *Geckolepis* eine zweiteilige Sphäre beschrieben habe, ein Befund, der sich immerhin zur Stütze meiner Annahmen verwerten lassen würde.

Leider konnte ich auch bei den dreikernigen Melanophoren nichts von einer Sphäre sehen. — Ob übrigens die dreikernigen Melanophoren durch mitotische Teilung eines Kernes aus den zweikernigen hervorgehen, muss dahingestellt bleiben. Da die beiden durch den sekundären Teilungsschritt entstandenen Kerne wesentlich kleiner sind als der dritte, bei mitotischer Teilung aber die Tochterkerne auf die ursprüngliche Grösse heranzuwachsen pflegen, so könnte man hier mit grösserer Wahrscheinlichkeit an amitotische Kernzerlegung denken.

Die Ausläufer der Melanophoren wurden bei der mitotischen Kernteilung niemals eingezogen, zeigten auch keinerlei andere Besonderheiten; vielmehr erschienen die Zellen ebenso reich verästelt, wie auch sonst. Zusammengehalten mit Zimmermanns Beobachtungen bei den intraepithelialen Melanophoren (s. o.), die sich im Anschluss an die Kernteilung vollkommen in zwei Tochterzellen zerlegen, weist dieses Verhalten ebenfalls darauf hin, dass eine Zerlegung des Zelleibes hier unterbleibt. Wie Zimmermann (s. o.), so finde auch ich, dass die Mitosen sich einzig an Zellen mit mässigem Pigmentgehalt abspielen. Dieser Umstand ist vielleicht so zu erklären, dass derartige Zellen jugendlichere Melanophoren darstellen, weil ihre Granula nur erst zum Teil zur Entwicklung gelangt sind. Da aber die mitotische Teilungsfähigkeit der meisten Zellen mit zunehmendem Alter abnimmt, so würde sich in dem erwähnten Umstand äussern,

dass die Melanophoren der gleichen allgemeinen Gesetzlichkeit unterworfen sind. Hinsichtlich der Pigmentverteilung während der Mitose habe ich nur feststellen können, dass die Umgebung der chromatischen Figur durchweg pigmentarm ist, die Hauptmasse der Granula sich dagegen in der Peripherie der Zelle und ihren Ausläufern befindet.

Über die Lage der Kerne in den Melanophoren lässt sich bei der sehr verschiedenen Gestalt dieser Chromatophoren allgemein nur sagen, dass sie exzentrisch ist, da die zentrale Stellung der Sphäre vorbehalten bleibt. Im übrigen unterliegt sie mancherlei Wechsel; ich verweise auf die Textfiguren 5a—c, 7a und b und die Figuren auf Taf. V u. IX. Zum Teil werden diese Verhältnisse bei den Melanophoren von *Uroplatus* nochmals zu besprechen sein (vgl. S. 144).

Will man der Zwei- oder Mehrkernigkeit der Melanophoren eine physiologische Bedeutung zuschreiben, so kommt wohl nichts anderes in Frage als die mit ihr verbundene Vergrösserung der Kernoberfläche, die den Stoffwechsel zwischen Kern und Plasma erleichtert. Für die Richtigkeit dieser Deutung würde gleichfalls sprechen, dass nur die subepidermalen Melanophoren, die grössten von allen, mehrkernig sind. Bei der bedeutenden absoluten Grösse ihres Kernes (und Zelleibes) würde dessen Verhältnis von Masse zur Oberfläche besonders ungünstig werden. Auch die Richtigkeit dieses physiologischen Wertes der Mehrkernigkeit vorausgesetzt, würde er natürlich nicht hinreichen, das Entstehen der Zweikernigkeit zu erklären; die Gründe hierfür dürften vielmehr in der Richtung zu suchen sein, dass den (jugendlichen) Melanophoren wie vielen Zellen das Bestreben einer Kernvermehrung auf mitotischem Wege einschliesslich Zweiteilung des Zelleibes innewohnt, dass aber bei den Melanophoren infolge gewisser Hemmungen, die uns einstweilen ihrem Wesen nach völlig unbekannt sind (Anhäufung der Granula ein Hindernis für die Teilung des Zelleibes wie die Anhäufung des Dotters die Ursache partieller Furchung von Eizellen?), die normalerweise auf die mitotische Kernteilung folgende Zerlegung des Zelleibes in zwei Tochterzellen in der Regel nicht durchgeführt werden kann.

d) Sphäre und zytoplasmatische Strukturen.

Eine Sphäre, die durch Solgers schöne Entdeckung in den Melanophoren der Knochenfische längst bekannt geworden ist,

wurde erst durch Keller (1895, S. 142 f. u. 164) bei Reptilien, und zwar bei *Chamaeleo* und *Calotes* festgestellt. Er schildert sie als kleine pigmentfreie Stelle, in deren Mitte ein sich stärker färbendes und stärker lichtbrechendes Korn liegt, dessen Identität mit dem Zentrosom Keller dahingestellt sein lässt. In einigen Schnitten fanden sich radienartig davon ausgehende Fasern. Später habe ich den hellen Sphärenfleck in den Melanophoren von *Geckolepis*, *Phelsuma*, *Uroplatus*, *Anguis* und seine Beziehungen zur Pigmentballung eingehend beschrieben (W. J. Schmidt 1911, S. 345 f.; 1912a, S. 180 u. 185 f.; 1913, S. 387; 1914, S. 12), und ich verweise hier nochmals auf die diesbezüglichen neuen Angaben in vorliegender Arbeit betreffend *Lygosoma* (S. 122), *Gecko verticillatus* (S. 128) und *Geckolepis* (S. 130 u. 157). Aus diesen Angaben geht hervor, dass eine Sphäre nicht nur den subepidermalen Melanophoren zukommt, bei denen sie zuerst von Keller gefunden wurde, sondern dass gleichfalls die intraepithelialen (*Anguis*, *Geckolepis*) und diejenigen der tieferen Hautschichten (*Lygosoma*, *Geckolepis*) mit einer solchen ausgestattet sind, ein Befund, der ja ganz natürlich erscheint, wenn zwischen diesen verschiedenen Arten der Melanophoren genetische Beziehungen bestehen. Man möchte fast annehmen, dass eine Sphäre allen Melanophoren zukommt; indessen gelingt es nicht immer, sich von ihrer Gegenwart zu überzeugen. Zweifellos bestehen bei den einzelnen Formen sehr grosse Unterschiede hinsichtlich ihrer Deutlichkeit, wenigstens soweit dies von der Pigmentverteilung abhängt, selbst unter Berücksichtigung der Tatsache, dass nur eine bestimmte Pigmentverteilung sie in voller Schönheit hervortreten lässt und dass abgeplattete Melanophoren sie leichter erkennen lassen als solche mit ellipsoidalem Zelleib, wie ja auch die Sphäre bei den Knochenfischen zuerst an stark abgeplatteten Zellen erkannt wurde. Bei den einheimischen Lacertiden habe ich viel Mühe darauf verwandt, sie in den subepidermalen Melanophoren aufzufinden; indessen führten selbst chlongebleichte und gefärbte Schnittpräparate nicht zum Ziel. So ist es denn wohl kein Zufall, dass die Sphäre bei solchen Formen am leichtesten sichtbar ist, die einen lebhaften Farbenwechsel besitzen, wie *Chamaeleo*, *Uroplatus*, *Calotes* und Geckoniden. Jedenfalls sind Zellen, in denen die Pigmentverlagerungen die Extreme zeigen können

— pigmentfreier Zelleib und pigmenterfüllte Ausläufer, bzw. umgekehrt — am geeignetsten zum Studium der Sphäre und den von ihr abhängigen protoplasmatischen Strukturen.

Am Totalpräparat lässt sich hinsichtlich der Sphäre nur erkennen, dass sie eine in der Mitte des Zelleibes gelegene, meist rundliche, gelegentlich aber auch anders gestaltete Partie ist, die sich durch stärkere Färbbarkeit (vgl. S. 130) auszeichnet. Auf die Sphäre ist die Pigmentbewegung gerichtet, und je nachdem das Pigment mehr oder minder um sie herum geballt ist, tritt sie auffälliger oder weniger deutlich hervor, verschwindet aber in der Regel weder bei maximaler Ballung noch bei maximaler Ausbreitung (vgl. S. 129 u. 130—131).

Tiefer in den Bau der Sphäre und der zytoplasmatischen Strukturen der Melanophoren überhaupt einzudringen, gestattet die Schnittmethode, von der ich schon früher Gebrauch gemacht habe. Als ein ganz hervorragend geeignetes Objekt hierfür erwiesen sich die subepidermalen Melanophoren von *Uroplatus*, nicht nur ihrer bedeutenden Grösse wegen, sondern auch wegen ihres mässigen Gehaltes an Pigmentgranula und der Pigmentleere, welche bei maximaler Expansion der Körnchen im Zelleib eintritt und einen Einblick ins Zellinnere gestattet, wie er gewöhnlich nur durch Bleichung des Pigments zu erzielen ist. Das Material verdanke ich der Güte des Herrn Geheimrats Braun in Königsberg; es war mit Sublimat-Eisessig und Sublimat-Alkohol fixiert und wurde in $7,5 \mu$ dicke Schnitte zerlegt, meist mit Eisenhämatoxylin oder mit Delafields Hämatoxylin und dem van Giesonschen Pikrinsäure-Säurefuchsin gefärbt. Einige Beobachtungen, die ich an solchen Präparaten angestellt habe, sind schon veröffentlicht und mit Abbildungen belegt (W. J. Schmidt 1913, S. 387); diese Angaben kann ich aber nach einem erneuten Durcharbeiten der damals auch hinsichtlich anderer Punkte studierten Präparate (die zum vorliegenden Zweck zum Teil stärker nachgefärbt wurden) wesentlich erweitern und vertiefen.

Textfig. 2b (S. 117) und Fig. 1 u. 2, Taf. V geben Aufschluss über die Formverhältnisse der subepidermalen Melanophoren von *Uroplatus*. Sie gehören dem gewöhnlichen Typus dieser Zellen an, besitzen also einen ellipsoidalen oder mehr kugeligen Zelleib, von dem nach der Epidermisseite hin weit ausgreifende Ausläufer abgehen, die sich zunächst nur mässig, erst unmittelbar unter

der Epidermis stärker verästeln und hier mit zahlreichen, kleinen, oft etwas angeschwollenen, dem Epidermisrand vielfach parallel laufenden Zweiglein endigen, die man als Endfüsschen bezeichnen könnte (vgl. auch Fig. 5, Taf. V). Wie schon nach Bildern von Totalpräparaten auseinandergesetzt wurde, wechselt die Erscheinungsform der Zellen ganz beträchtlich (vgl. S. 125) und die genannten Endfüsschen sind nur dann zu erkennen, wenn die Ausläufer stark und bis in die letzten Endverzweigungen hinein mit Melaninkörnchen erfüllt sind (Fig. 1, Taf. V). Um Raum zu ersparen, sind auf Taf. V die Zellfortsätze nur in wenigen Fällen alle — soweit sie im Schnitt lagen — oder zum Teil wiedergegeben worden, selbst wenn sie, mit Pigment erfüllt, gut und auf eine längere Strecke sichtbar waren.

Diese Melanophoren sind durchweg zweikernig, und wenn der Zelleib nicht gar zu sehr mit Pigment erfüllt ist, bietet es keinerlei Schwierigkeit, sich hiervon bei geeigneter Schnittrichtung zu vergewissern. Wenn manche der Bilder (z. B. Fig. 3, 4, 5, 7, Taf. V) nur einen Kern aufweisen, so war gewöhnlich der zweite in dem benachbarten Schnitt enthalten, wie ich mehrfach durch Nachprüfung feststellte. Die mächtigen Kerne lassen oft einen oder zwei grosse Nukleolen (Fig. 2, 7, 11, Taf. V) erkennen, zeigen im übrigen in ihrem Innern zahlreiche kleinere, zu einem Netzwerk gruppierte Chromatinkörnchen und sind nach aussen durch eine deutliche Kernmembran abgeschlossen. Sie liegen gewöhnlich der Unterseite des Zelleibes genähert und zwar fassen sie die Sphäre zwischen sich (Fig. 6, 7, 10, Taf. V), ein Verhalten, das uns ja schon nach Bildern von Totalpräparaten (S. 128) geläufig ist. Aus dieser Lagebeziehung zur Sphäre erklärt sich ihre Form, die oft nicht einfach kugelig oder ellipsoidal, sondern gegen die Sphäre hin abgeplattet oder ausgehöhlt (Fig. 5, Taf. V) ist. Eine solche Kernform kommt häufiger vor, als man nach den Abbildungen schliessen könnte: einmal nämlich ist sie nur bei passender Schnittrichtung erkennbar und zweitens lässt sich selbst dann oft diese Beschaffenheit der Kerne erst beim Wechsel der Einstellung wahrnehmen und ist daher vielfach nicht bildlich wiederzugeben. Hinsichtlich ihres Abstandes von der Sphäre bieten die Kerne ziemliche Unterschiede; vielleicht darf daraus geschlossen werden, dass ihre Lage nicht absolut fixiert ist, sondern auch sie mit dem Strömen der Pigmentmassen etwas hin und her

bewegt werden. Wenn die Beobachtungen von Ballowitz (1913, f, g) an den lebenden Knochenfischmelanophoren und Erythrophoren für eine stets unveränderliche Lage der Kerne sprechen, so sind sie doch nicht so unvereinbar mit unserer Annahme, als es zunächst scheinen möchte; denn diese Mitteilungen beziehen sich auf sehr stark abgeplattete Zellen, in denen die Kerne vielleicht schon durch den Druck des umgebenden Gewebes an ihrem Platz gehalten werden könnten und in denen jedenfalls eine Verlagerung der Kerne auf grössere Schwierigkeiten stossen würde als hier in dem geräumigen Zelleibe.

Bekanntlich lassen sich an lebenden Melanophoren keine Zellwände unterscheiden. Doch gewahrt man öfter an fixierten Präparaten eine zarte Begrenzung des Melanophorenplasmas nach aussen, die vielleicht durch seine Schrumpfung und damit verbundene Verdichtung der Aussenzone bedingt ist. Wenn aber auf Taf. V der Umriss einer Anzahl von Melanophoren durch einen Kontur wiedergegeben ist, so soll er keineswegs diese Verdichtungszone darstellen; vielmehr war ich bei den pigmententleerten Zellkörpern, die im Präparat ihre Begrenzung durch das umhüllende Bindegewebe zu erkennen geben, zu einer solchen Darstellung genötigt, wenn ich nicht die Umgebung der Melanophoren mit abbilden wollte. Übrigens hält es nicht immer leicht, wenn eine Melanophore nach aussen hin von einem zarten Kontur begrenzt erscheint, zu entscheiden, ob diese Grenze der Melanophore selbst oder der oft sehr zarten bindegewebigen Hülle angehört. —

Nach diesen einleitenden Vorbemerkungen können wir nunmehr zu unserer Hauptaufgabe, der Untersuchung von Sphäre, zytoplasmatischen Strukturen und ihren Beziehungen zur Pigmentanordnung übergehen. Gewöhnlich treten die Sphäre und die von ihr abhängigen Differenzierungen des Protoplasmas schon in der charakteristischen Anordnung der Pigmentgranula hervor, während die diesen Verhältnissen zu Grunde liegenden protoplasmatischen Strukturen selbst nur selten ohne Bleichung des Pigments wahrzunehmen sind. Hinsichtlich der erstgenannten Präparate kann ich mich kurz fassen. Fig. 4—7, Taf. V zeigen eine fortschreitende Ballung der Granula im Bezirk der Sphäre, die einzig durch dieses Phänomen sichtbar wird. Dabei ist der Zellkörper, abgesehen von der Pigment-

anhäufung um die Sphäre, leer an Granula, die Ausläufer von ihnen erfüllt. Um nicht zu sehr in Wiederholungen verfallen zu müssen, verweise ich hinsichtlich der verschiedenen Zustände der Pigmentverteilung auf die Auseinandersetzungen im Abschnitt Funktionelle Erscheinungsformen (S. 123). Bei Färbung mit Delafields Hämatoxylin wird das Plasma der Melanophoren so schwach tingiert, dass die Pigmentkörnchen gewissermassen im Leeren zu schweben scheinen. Öfter lassen sich radiäre, schmalere oder breitere Züge von Pigmentkörnchen feststellen, die von der Sphäre allseits der Peripherie der Zelle zustreben (Fig. 6—8, Taf. V); die breiteren dieser Pigmentbahnen gehen in die Ausläufer der Zelle über (Fig. 8, Taf. V). Es muss hervorgehoben werden, dass auch in die Sphäre selbst Pigmentkörnchen einzudringen vermögen und sogar gerade hier eine besonders dichte Anhäufung erfahren können. So erscheint die stark von Melaningranula erfüllte Sphäre in Fig. 8 (Taf. V) als eine längliche, räumlich betrachtet, flach ellipsoidale Masse, die tief dunkel gefärbt ist und sich durch einen schmalen, lichterem, spaltartigen Raum von der umgebenden, zum Teil den Kern umhüllenden Pigmentansammlung absetzt; von dieser gehen dann zahlreiche breitere und schmalere, längere und kürzere, radiäre Pigmentzüge aus, die mehr oder weniger weit zur Peripherie reichen und von denen die mächtigsten in die Zellausläufer eintreten. Diese die Sphäre unmittelbar umgebende und in der Form ihr entsprechende Pigmentansammlung scheint bei genauerer Betrachtung überhaupt in einzelne radiäre Pigmentzüge zu zerfallen, doch ist eine streng radiäre Anordnung der einzelnen Melaningranula nur immer auf kürzere Strecken und auch nicht überall zu beobachten. Noch auffallender ist das Eindringen der Melaninkörnchen in die Sphäre in Fig. 9, Taf. V: der Zelleib ist fast vollkommen von den Granula entleert, nur ganz vereinzelte Körnchen sind hier und da bei der Expansion des Pigments zurückgeblieben; dagegen ist die Sphäre über und über von Pigmentkörnchen erfüllt und hebt sich scharf und allseits gut begrenzt von der Umgebung ab. Diese Beobachtung lehrt also, dass bei maximaler Ausbreitung des Pigments unter Umständen Melaninkörnchen, die in die Sphäre eingedrungen sind, hier verbleiben und dabei besonders dichte Lagerung zeigen können.

Fig. 8 u. 9 (Taf. V) leiten uns schon zu den zytoplasmatischen Strukturen selbst über. Zwischen den radiären Pigmentzügen gewahrt man nämlich in einzelnen Melanophoren zarte Fäden, welche die gleiche Verlaufsrichtung wie jene einhalten (Fig. 8, Taf. V). Gewöhnlich sind sie nur ziemlich spärlich zu erkennen; doch sah ich in einem Falle (Fig. 9, Taf. V) den stark von Pigment entleerten Zelleib von einer dichten, überaus zarten Strahlung erfüllt, die von der Sphäre ausging und sich bis zur Peripherie der Zelle verfolgen liess; ihr Eintreten in die Ausläufer selbst war nicht zu beobachten. In einem Präparat konnte ich die plasmatische Sphäre selbst ohne Bleichung des Pigments wahrnehmen; in einer ziemlich kleinen Melanophore (Fig. 3, Taf. V) zeigte sich über dem Kern eine kugelige dichtere Plasmamasse, die ich wohl nur so deuten kann, obwohl eine Beziehung der Pigmentkörnchen zu ihr nicht ersichtlich war.

Viel weiter kommt man in dieser Hinsicht an chlorgebleichten und später stark mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten (Fig. 10—13, Taf. V). An ihnen bietet sich die Sphäre als eine dichtere und stärker färbbare, zentral gelegene Plasmamasse von kugeliger oder kuchenartiger Form dar. Da auch bei langdauernder Bleichung mit Chlor die Melaninkörnchen die Farbe nicht ganz verlieren und bei starker Tinktion mit Eisenhämatoxylin diesen Farbstoff etwas speichern, so erscheint die Plasmamasse der Sphäre mehr oder minder körnig. Zentriolen in der Sphäre nachzuweisen, gelang mir nie. Die Grösse der Sphäre im Vergleich zum Zelleib schwankt innerhalb beträchtlicher Grenzen, woraus man vielleicht schliessen darf, dass sie in der lebenden Zelle Veränderungen unterworfen ist. Bisweilen (Fig. 10, Taf. V) sind die Kerne in die dichtere Plasmamasse der Sphäre eingesenkt. Gegen das umgebende, immer schwächer färbbare Plasma ist die Sphäre bald mehr (Fig. 10, Taf. V), bald weniger (Fig. 12, 13, Taf. V) scharf abgesetzt, woraus hervorgeht, dass sie kein besonders strukturiertes Gebilde darstellt, sondern nur als eine lokale Verdichtung des Plasmas gelten kann, die nach aussen hin bald rascher, bald langsamer abnimmt. Das die Sphäre umgebende, den Rest des Zellkörpers erfüllende Plasma färbt sich selbst bei stärkster Eisenhämatoxylinbehandlung, die alle Elemente der Präparate mit Ausnahme der Melanophoren

infolge übermässiger Schwärzung zur Beobachtung unbrauchbar erscheinen lässt, so schwach, dass ihm zweifellos eine sehr lockere, im Leben wohl flüssige Beschaffenheit zugesprochen werden muss. Zum mindesten ist sein Dichtigkeitsunterschied gegenüber der Sphäre ganz beträchtlich. Stellenweise gewinnt man sogar den Eindruck, als ob zwischen den gleich zu besprechenden fädigen Bildungen leere Räume beständen (Fig. 10, Taf. V) und die Reste der ehemals in ihnen enthaltenen Flüssigkeit diesen Protoplasmafäden als gerinnselartiger Belag anklebten. Da die Färbung des Plasmas erst in dickerer Schicht sichtbar wird, erscheinen die von Pigment freien, dünnen Zellausläufer gewöhnlich leer.

Das die Sphäre umhüllende Plasma wird nun von zahlreichen Fäden durchzogen, deren Bestehen wir schon oben gelegentlich der Untersuchung nicht gebleichter Präparate festgestellt haben (Fig. 10—12, Taf. V). Sie nehmen vom Rande der die Sphäre bildenden Plasmaverdichtung ihren Ausgang, strahlen im allgemeinen radiär aus, reichen bis zur Peripherie der Zelle und lassen sich auch ein Stück weit in die Ausläufer hinein verfolgen. An diesen chlorgebleichten Schnitten zeigen die Fäden ein Verhalten, das von dem nicht gebleichter Zellen abweicht und daher wohl zum Teil auf diese immerhin nicht ganz schonende Vorbehandlung zurückzuführen ist. Sie sind nämlich nicht so geradlinig wie dort, sondern gelegentlich sogar ziemlich stark gekrümmt, scheinen sich bisweilen auch zu gabeln (Fig. 10, Taf. V). Da die ganze Anordnung der Fäden an den Chlorpräparaten nicht so regelmässig erscheint wie an den anderen, so möchte ich die Krümmung der Fäden als Kunstprodukt, ihre scheinbare Gabelung als Verklebung zweier oder mehrerer Fäden auffassen. Ebenfalls das Heraussondern von zahlreichen Fäden zu dickeren, vielfach den Ausläufern entsprechenden Bündeln (Fig. 12, Taf. V) dürfte in der lebenden Zelle wohl nicht in dieser ausgeprägten Form vorliegen. Die Fäden nehmen bei sehr starker Eisenhämatoxylintinktion ziemlich Farbe an, erscheinen gewöhnlich nicht ganz glatt, sondern mehr körnig und rauh. Doch hält es schwer, zu unterscheiden, ob diese Beschaffenheit den Fäden selbst oder dem ihnen anliegenden Plasma zukommt was für den Fall, dass zwischen ihnen Lücken vorkommen (s. o.), wohl sicher im letzteren Sinne zu entscheiden ist. Ob die Fäden protoplasmatisch sind oder Umbildungs-

produkte gewöhnlichen Zellplasmas darstellen, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Dafür sind die morphologischen Merkmale, die sie darbieten, zu spärlich, das von mir beobachtete Färbungsverhalten nicht ausschlaggebend, vielmehr chemische Reaktionen erforderlich; zum mindesten müsste eine vom Plasma verschiedene Löslichkeit der Fäden nachgewiesen werden. Wir können diese Frage aber um so mehr auf sich beruhen lassen, als sie für die von uns angenommene funktionelle Bedeutung dieser Bildungen gleichgültig ist (siehe S. 240) und auch die Grenze zwischen protoplasmatisch und metaplasmatisch in vielen Fällen wohl nicht mit Sicherheit und scharf zu ziehen ist, da metaplasmatische Gebilde immerhin durch Umwandlung protoplasmatischer entstehen. Bei der Beziehung der Fäden zur Sphäre scheint es mir am nächsten zu liegen, die Fäden mit den auch in anderen ruhenden Zellen um die Sphäre herum häufiger zu beobachtenden Strahlungen in Vergleich zu setzen und in ihnen eine Protoplasmastrahlung zu sehen, die sich von dem umgebenden Plasma aussergewöhnlich gut abhebt. Daher könnte man denn auch die Sphäre mitsamt der Strahlung als Astrosphäre bezeichnen. So deckt sich denn meine Auffassung im wesentlichen mit der von Zimmermann (1893a). Dass die Fäden mit den in neuerer Zeit in vielen Zellen beobachteten Stütz- und Zugfibrillen (Tonofibrillen) homolog sind, glaube ich nicht; denn jene Bildungen (z. B. die Plasmafaseru der Epidermis des Menschen und die Stütz-fibrillen in den Muskelzellen von *Ascaris*) zeichnen sich durch stärkere Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin aus; ausserdem ist nicht recht ersichtlich, welche stützenden oder Spannungsfunktionen die Fibrillen in den Pigmentzellen zu leisten hätten.

Bisweilen glaubte ich auch im Plasma der Melanophoren gröbere, röhrenartige Gebilde zu erkennen (Fig. 13, Taf. V, rechts); doch habe ich mich vergewissert, dass sie durch zwei stärkere, parallel laufende Fäden vorgetäuscht wurden.

Auf die Angaben über den Bau des Melanophorenplasmas bei anderen Wirbeltiergruppen soll erst im Schlusskapitel eingegangen werden. Über die Reptilienmelanophoren war bisher so gut wie nichts bekannt, wenn man von Kellers oben angegebenen Mitteilungen absieht; diesen ist noch beizufügen, dass jener Autor (1895, S. 145) erwähnt, dass die fast hyaline Substanz der Ausläufer der Melanophoren beim Chamäleon eine feine

Längsstreifung zeige und sich wenig mit den gebräuchlichen Farbstoffen tingiere, am besten noch mit der Biondi-Heidenhain-Drünerschen Methode in gelblichem Farbton. Ferner erwähnt er (S. 143), dass sich in den Fortsätzen dieser Zellen die Körnchen mehr oder weniger ausgesprochen in parallelen Zügen gereiht finden. Auch ich habe, wie schon früher hervorgehoben (W. J. Schmidt 1913, S. 387—388) und oben dargestellt, von der Sphäre ausgehende Körnchenreihen gesehen, gleichfalls in den Ausläufern (vgl. a. a. O.) eine Reihenanordnung der Melaningranula stellenweise bemerkt; doch muss ich ausdrücklich sagen, dass dieses Phänomen der radiären Reihenanordnung der Körnchen in Zelleib und Ausläufern nie so imponierend und über grössere Zellabschnitte kenntlich hervortritt, wie es nach den Abbildungen von Ballowitz (1914a) für die Knochenfische zutrifft.

Fassen wir unsere Ergebnisse hinsichtlich der zytoplasmatischen Strukturen der Melanophoren kurz zusammen: Das Protoplasma der Melanophoren ist durch eine zentral gelegene Verdichtung, die kugelige oder ellipsoidale Sphäre, ausgezeichnet, die nach aussen hin allmählich oder auch mehr unvermittelt in lockeres (flüssigeres) Plasma übergeht. Das letztere ist von zahlreichen Fäden durchzogen, die radiär nach allen Seiten von der Oberfläche der Sphäre aus abgehen und bis zur Zellperipherie reichen, gelegentlich sich noch ein Stück weit in die Ausläufer verfolgen lassen. Bei der Expansion der Pigmentkörnchen können in der Sphäre Melaningranula in dichter Ballung zurückbleiben.

e) Entwicklung.

Über die Ontogenese der Reptilienmelanophoren sind wir noch sehr schlecht unterrichtet; ihre Erforschung verlangt eine besonders darauf gerichtete Untersuchung. Um aber erneut die Aufmerksamkeit auf diese interessante Frage zu lenken und in der Annahme, dass diese vorläufigen Ergebnisse vielleicht die Bearbeitung wieder in Fluss bringen, teile ich im folgenden mit, was mir gelegentlich meiner Studien am Reptilienintegument hinsichtlich der Melanophorengnese vor Augen kam.

Indem ich in betreff der Literatur im allgemeinen auf Fuchs' Zusammenfassung (1914, S. 1603) verweise, hebe ich hier nur die Angaben rein histologischen Charakters hervor. Leydig (1873, S. 775) erwähnt von *Tropidonotus* Embryonen, „dass das

dunkle Pigment in Form verästigter Zellen nicht in der Lederhaut, sondern in der Schleimschicht der Oberhaut zuerst auftritt“. Kerbert (1877, S. 237 f.) äussert sich über das gleiche Objekt in folgender Weise: „Querschnitte durch die Haut von Embryonen aus der vierten Periode belehren uns auf überzeugende Weise, dass das Pigment nicht zuerst in der Kutis, sondern in der Epidermis auftritt.... Und zwar ... in Form von verzweigten Pigmentzellen. Im Anfang der zweiten Periode sind die Pigmentzellen in der Epidermis noch nicht sehr zahlreich und verhältnismässig wenig pigmenthaltig. An einzelnen Stellen sah ich zwar die verzweigten Zellen sehr deutlich hervortreten, aber das Pigment war nur auf den Rand der Zellen beschränkt, und in den Ausläufern wenig vorhanden. Ausser diesen verzweigten, fast pigmentlosen Zellen sah ich aber in der Epidermis, und zwar meistens in den unteren Schichten dicht an der Kutis, noch andere, mehr oder weniger glänzende, aber runde oder ovale Zellen, die mit einer sehr stark lichtbrechenden Flüssigkeit gefüllt waren und meistens keinen Kern wahrnehmen liessen. Dieselben runden oder ovalen Zellen sah ich an anderen Stellen deutlich mit Pigment gefüllt.... Eine Erscheinung aber war es, die mir sofort auffiel, nämlich dass direkt unter der Epidermis in der Kutis ganz ähnliche runde oder ovale Zellen vorhanden waren, wie ich in der Epidermis gesehen hatte.... Auffallenderweise waren die meisten dieser runden glänzenden Kutiszellen an der Spitze der Schuppe angehäuft, wo das Wachstum des Bindegewebes auch am stärksten erscheint. Hier an der Spitze sah ich nun ganz deutlich, wie diese hellen runden Zellen zu einer Hälfte in der Epidermis, zur anderen in der Kutis sich befanden. Ähnlich verhielten sich einige pigmenthaltende Zellen. Über die Herkunft der Pigmentzellen in der Epidermis kann jetzt kein Zweifel mehr obwalten. Wir haben es in ihnen mit wandernden Bindegewebszellen zu tun, welche in die Epidermis eindringen, sich hier verzweigen und Pigmentkörnchen bilden. Eigentümlich ist die Erscheinung, dass bei dem ausgewachsenen Tiere von diesen Pigmentzellen in der Epidermis keine mehr zu sehen sind, sondern dass sie hier alle in die Kutis hinuntergerückt sind.“ Braun (1877, S. 233) schliesst sich der Kerbertschen Anschauung für *Platydictylus facetus* an: Bei einem Embryo von 17 mm Scheitel-After-

länge seien die Zellen der Kutis unterhalb der Oberhaut wie ein Epithel angeordnet; diese dichtere Lage von Kutiszellen verwandle sich kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryos in Pigmentzellen und wandere teilweise ins Rete Malpighii der Epidermis ein.

Zenneck (1894, S. 376) fand bei Ringelnatterembryonen, dass an den Längszonen, in denen später die Fleckenreihen als erste Zeichnungselemente der Haut entstehen, Längsgefässe unter der Haut verlaufen, in welche aus dem Innern des Körpers in regelmässigen Abständen Gefässe einmünden, so dass die Bevorzugung gewisser Hautstellen hinsichtlich der Pigmentverteilung eine Abhängigkeit vom Verlauf der Blutgefässe zeigt. Das Pigment tritt (abgesehen von der Chorioidea) zuerst in dem Bindegewebe auf, das den inneren die Leibeshöhle umschliessenden Teil der Bauchplatten bildet und erscheint in Form von braunschwarzen Körnern im Plasma von Bindegewebszellen, wobei es Zenneck (S. 378) unentschieden lässt, ob es in ihnen entstanden oder von aussen in sie hineingekommen ist. Auf der II. Stufe tritt das Pigment auch an anderen Stellen auf, und zwar erscheint es in dem Bindegewebe, das die Blutgefässe umhüllt, welche aus dem Innern des Körpers zu den oben erwähnten Hautgefässen führten, gelegentlich auch in der Kutis, aber nur an den Stellen, wo von den Längsgefässen Quergefässe zum Innern des Körpers abzweigen (S. 379). Später (III. Stufe, S. 380) befindet sich auch im Stratum Malpighii Pigment, aber nur entsprechend den letztgenannten Kutisstellen. So bestehen also von denjenigen Gebieten, in denen Pigment zuerst auftrat (dem die Leibeshöhle umgebenden Bindegewebe), bis zu jenen Flecken in der Epidermis zusammenhängende Pigmentbahnen. Zur Erklärung dieser Beobachtungen ergeben sich nach Zenneck (S. 381) nur zwei Annahmen: Entweder wird das Pigment, welches zuerst im Innern des Körpers auftritt, von wandernden Bindegewebszellen nach der Epidermis verschleppt, wobei diese den Bahnen noch tätiger oder in Obliteration begriffener Gefässe folgen, oder das Pigment entsteht sukzessive von innen nach aussen, in und um Blutgefässe, die vom Innern des Körpers ausgehen, und schliesslich auch in denjenigen Stellen der Kutis und Epidermis, an welche diese Bahnen herantreten (S. 381). Zenneck schliesst aus seinen Befunden, dass ein Zusammenhang zwischen Epithel- und Bindegewebspigmentierung besteht, doch liege kein zwingender Grund zur

Annahme einer Entstehung der einen aus der andern durch Einschleppung vor (S. 388). Das von innen nach aussen fortschreitende Auftreten pigmentierter Bindegewebszellen würde zwar die beobachteten Erscheinungen in diesem Sinne befriedigend erklären, obwohl positive Gründe fehlen. Doch scheint mir Zenneck dieser Annahme mehr zuzuneigen als der gegenteiligen (dass das Pigment an den Stellen, an welchen es beobachtet wird, also auch in der Epidermis selbst entsteht), wenn er von der letzteren sagt, er habe nicht nur keine positiven Gründe für sie, sondern sie scheine auch bei der Erklärung der Tatsache zu versagen, dass das Epidermispigment auf diejenigen Stellen beschränkt ist, an denen auch das darunter gelegene Bindegewebe pigmentiert ist, und dass erst dann Pigment im Epithel auftritt, wenn das darunter gelegene Bindegewebe pigmentiert ist. So ist denn auch Zenneck eher als Anhänger, denn als Gegner der Einschleppungstheorie für die Herkunft des Epithelpigments zu rechnen. Stehli (1910, S. 751) schliesst sich für die Blindschleiche der Meinung Kerberts an (s. o.), insofern beim Embryo Pigment in Form von fein verästelten hellen Pigmentzellen in die Epidermis hineinreiche, während beim erwachsenen Tier von diesen Chromatophoren in der Epidermis nichts mehr zu finden sei, indem sie (S. 753) in die obere Schicht der Kutis hinabgewandert seien, wo sie grosse Ausdehnung erreichten. In vollem Umfange trifft die letzte Angabe Stehlis allerdings nicht zu, da auch bei der erwachsenen Blindschleiche epidermale Melanophoren vorkommen (vgl. W. J. Schmidt 1914, S. 14). Fuchs (1914, S. 1605) weist auf die Möglichkeit hin, dass das Epidermispigment der Reptilien primäres Eipigment im Sinne Ehrmanns (Amphibien) sein könnte; doch scheint eine solche Annahme für die einheimischen Reptilien wenigstens nicht zulässig, da ihre Eier keinerlei schwarzes Pigment besitzen. —

Nehmen wir zunächst Stellung zu den erwähnten Literaturangaben, dass das Pigment zuerst in der Epidermis auftritt. Hierbei sind zwei Unterfälle auseinander zu halten: Die Melanophoren entwickeln sich aus Epidermiszellen, also aus epithelialen Elementen, die pigmenthaltig werden, oder die noch pigmentlosen Jugendstadien der Melanophoren, die in die Epidermis von dem darunter gelegenen Gewebe aus eingedrungen und bindegewebigen Charakters sind, beginnen

in der Epidermis zuerst mit der Ausbildung der Melaningranula. Die erste der beiden Möglichkeiten muss nach den Befunden von Zenneck (s. o.), da das erste Pigment im Innern des Tieres entstehen kann, als hinfällig gelten; denn man wäre sonst genötigt anzunehmen, dass die epidermalen Melanophoren anderen Ursprungs seien als die übrigen, eine Voraussetzung, zu der keinerlei Veranlassung vorliegt, da die beiderlei Zellen sich in keinem wesentlichen Punkte unterscheiden. Die Angaben Leydigs, Kerberts u. a. können daher, wie ja auch aus den Äusserungen des letzten Autors hervorgeht, nur den Sinn haben, dass die in die Epidermis eingewanderten Jugendstadien der Melanophoren dort zuerst pigmenthaltig werden.

Das von mir hinsichtlich dieses Punktes geprüfte Material hat nur in einem Falle, nämlich bei *Geckolepis*, frühe Entwicklungsstadien der Melanophoren in der Epidermis auffinden lassen (s. u.), wobei in der Kutis noch nichts von diesen Zellen nachzuweisen war. In den übrigen Fällen (*Anguis*, *Gecko verticillatus*, *Ptychozoon*, *Calotes*) dagegen beobachtete ich in den mir vorliegenden Stadien immer Melanophoren mit dunklen Granula, sowohl in der Epidermis als auch in der Kutis, oder mindestens Melanophoren die auf der Epidermis-Kutisgrenze (*Lacerta*, *Draco*) lagen. Doch muss ich hervorheben, dass mir nur verhältnismässig wenige Stadien vorlagen, und dass entschieden Anzeichen vorhanden sind, dass die Angaben von Leydig und Kerbert in manchen Fällen zu Recht bestehen mögen. Immer nämlich nimmt bei den von mir untersuchten Formen im Laufe der Embryonalentwicklung der Gehalt der Epidermis an Melanophoren ab, was bei der gleichzeitigen Zunahme der subepidermalen Melanophoren nur im Sinne von Kerbert und späteren Autoren erklärt werden kann, dass die Mehrzahl der epidermalen Melanophoren in die Kutis auswandert, somit mindestens ein Teil der subepidermalen aus epidermalen (d. h. aber nicht aus Epithelzellen) hervorgeht.

Besonders deutlich war dieses Verhalten bei *Ptychozoon* festzustellen. Bei Embryonen von 2,5 cm Länge treten die dunklen Querbinden des Rückens schon klar hervor. Untersucht man Flächenpräparate der Haut, so ergibt sich, dass die Epidermisinterzellularen reichlich von Melanophoren erfüllt sind.

die in den dunklen Querbinden zu ausserordentlich dichten Netzen zusammenfliessen (Textfig. 9a). Ausser diesen Melanophoren kommen in den tieferen Hautschichten allerdings nur an den Stellen der dunklen Querbinden weitere schwarze Chromatophoren vor, die durch ihre eigenartige Form verraten, dass sie den regelmässig kreuzschichtigen Lagen der Haut angehören müssen (vgl. S. 120); von den riesigen Melanophoren der Subepidermis dagegen ist noch nichts zu erkennen. Bei einem Embryo von 5 cm ist das Bild vollkommen umgekehrt (Textfig. 9b). Epidermale Melanophoren lassen sich nicht mehr mit Sicherheit nachweisen, dagegen finden sich in der Subepidermis zahlreiche grosse Melanophoren.

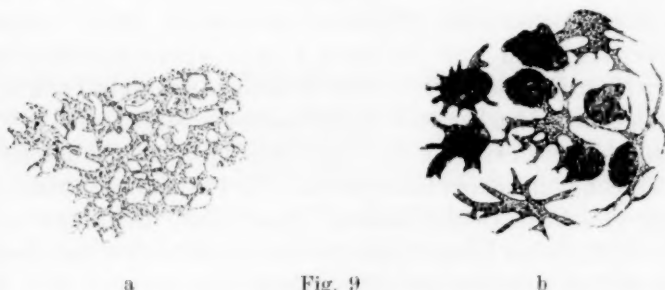


Fig. 9

Melanophoren, a ein intraepitheliales Netz bildend in der Rückenbinde bei einem 2,5 cm langen Embryo von *Ptychozoon*, b subepidermal gelegen von der gleichen Stelle eines 5 cm langen Embryos. Vergr. 400:1.

Nach den bis jetzt vorliegenden Mitteilungen und meinen eigenen Beobachtungen scheint es mir fast sicher, dass die Melanophoren alle mesodermale Elemente und die in der Epidermis vorkommenden dorthin aus der Kutis eingewandert sind. Dabei halte ich es aber keineswegs für ausgeschlossen, dass hinsichtlich des ersten Auftretens von Melaningranula in ihnen Unterschiede bestehen mögen, derart dass bald das Pigment zuerst in den in die Epidermis eingedrungenen Jugendstadien der Melanophoren erscheint, bald gleichzeitig mit denen in der Kutis, bald aber auch, wie es nach den Beobachtungen von Zenneck scheint, zuerst in der Kutis und dann in der Epidermis. Vertritt man den Standpunkt, dass die Melanophoren aus mesodermalen Wanderzellen hervorgehen, so stellen diese möglichen Verschiedenheiten

des ersten Auftretens der Melaningranula in ihnen nur unwesentliche Variationen dar, wenigstens von rein morphologischem Gesichtspunkte aus. Dass die Mehrzahl der epidermalen Melanophoren wieder in die Kutis zurückwandert, lässt sich vielleicht aus den ungünstigen Ernährungsverhältnissen erklären, die mit der Verhornung und dem Austrocknen der Haut im nachembryonalen Leben einsetzen; halten doch die Melanophoren immer nur die untersten Lagen des Stratum Malpighii ein, indem meist ihre Zellkörper zwischen den basalen Epithelzellen gelegen sind, während die Ausläufer sich etwas höher gegen die Aussenschicht der Epidermis erstrecken können.

Die einzigen bis jetzt vorliegenden Angaben über Entwicklungsstadien der Melanophoren sind die oben kurz angeführten Mitteilungen Kerberts, die nicht sehr vertrauenerweckend klingen und die auch Fuchs (1914, S. 1605) nicht für stichhaltig erklärt. Ich hoffe in diesem wichtigen Punkte mit den folgenden Angaben eine Besserung zu schaffen. Bei 2,5 cm langen Embryonen von *Geckolepis*, bei denen die Schuppen eben angelegt sind, und deren Haut ich an mit Delafield's Hämatoxylin kräftig gefärbten Totalpräparaten untersuchte, fielen mir schon unter schwächeren Vergrößerungen zahlreiche Zellen auf, die sich durch stärkere Färbbarkeit ihrer Kerne von allen in der Haut befindlichen Zellen unterscheiden. Genauere Betrachtung dieser Zellen lehrte, dass sie in der basalen Zellschicht der Epidermis gelegen sind und zwar die Interzellularlücken zwischen den Epithelzellen einnehmen. Daraus erklärt sich die eigenartig verdrückte, bald langgestreckte, bald dreieckige, bald in der Mitte etwas eingeschnürte Form der Kerne (Fig. 61a—c, Taf. IX), die ihre Ursache in der Anpassung an den geringen Raum hat, der dem Kern in den Interzellularen zur Verfügung steht. Bei starken Vergrößerungen lässt sich auch die Form und Beschaffenheit des zu den Kernen gehörigen Zelleibes feststellen: er bildet eine verästelte Protoplasma-masse, deren Hauptansammlung den Kern umschliesst und in einer etwas grösseren Lücke zwischen den basalen Epidermiszellen gelegen ist, während die mehr oder weniger zahlreichen, nicht sehr langen Ausläufer sich in die schmalen Interzellularräume hinein erstrecken. Das Protoplasma enthält deutlich erkennbare, ziemlich locker gelagerte und gleichmässig über den Zelleib verstreute, stärker färbbare Granula. Ob sie ausser

der blauen Hämatoxylinfarbe noch eine Eigenfarbe besitzen, lässt sich schwer entscheiden, doch sei hier schon darauf hingewiesen, dass ihre Farbe vollkommen mit derjenigen der blauen Granula in den subepidermalen Melanophoren (siehe S. 132) und auch mit den später zu besprechenden Zellen mit noch unreifen Melanin-granula übereinstimmt. Ich betrachte diese Zellen als jugendliche Melanophoren, deren Granula noch nicht ausgefärbt sind. Für diese Annahme spricht die Form der Zellen, ihre interzelluläre Lage in der basalen Epidermisschicht, die Granula in ihrem Protoplasma und schliesslich noch ihre Verbreitung; sie stellen nämlich in jeder Schuppe eine rundliche Ansammlung dar, die den Rand derselben frei lässt und nach innen zu an Dichtigkeit zunimmt, ganz so wie die späteren (subepidermalen) Melanophoren. Diese Auffassung bestätigen auch die späteren Entwicklungsstadien.

Bei den älteren Embryonen von *Geckolepis*, die mir zur Verfügung stehen, finden sich zahlreiche subepidermale Melanophoren vor, ausserdem vereinzelte intraepitheliale; die vorhin beschriebenen jugendlichen Melanophoren dagegen sind in ihrer alten Form nicht mehr aufzufinden. Die subepidermalen habe ich schon früher geschildert (siehe S. 129). Sehr wahrscheinlich sind sie aus intraepithelialen hervorgegangen, die in die Kutis zurückwandern. Da nämlich auf dem vorhin beschriebenen Zustand keinerlei jugendliche Melanophoren in der Subepidermis festzustellen waren, nunmehr aber fast fertige Zellen zahlreich und kräftig entwickelt vorliegen, ferner die intraepithelialen an Häufigkeit abgenommen haben (s. u.), so ist diese Annahme, wie auch schon oben erläutert, die wahrscheinlichste. Zunächst wenden wir vor allem unsere Aufmerksamkeit den intraepithelialen Melanophoren zu (Figur 62a—c, Taf. V). Sie liegen in der basalen Zellschicht der Epidermis und nehmen die Interzellularräume ein. Von ihrem kleinen, den Kern umschliessenden zentralen Teil gehen in mässiger Zahl Ausläufer ab, die ziemliche Länge erreichen und entsprechend den Interzellularen hin und her gewunden sind, sich spärlich verästeln und zum Teil mit ihren eigenen Ausläufern anastomosieren. Der Kern dieser Zellen zeigt in Anpassung an die Raumverhältnisse selten rundliche, meist verschiedenartig zusammengedrückte Form. Er nimmt gewöhnlich nicht den mittleren Teil des eigentlichen Zelleibes ein, sondern überlässt ihn der Sphäre. Das

Protoplasma dieser Zellen ist nämlich mit hellbräunlichen Pigmentkörnchen erfüllt, die in den Ausläufern nur vereinzelt, im zentralen Zellteil meist eine stärkere Ansammlung bilden, welche in ihrem Innern die charakteristische helle, kreisförmige, bläulich gefärbte Sphärenstelle erkennen lässt.

Obwohl die Zellen grösser sind als die von mir auf den früheren Entwicklungszustand beschriebenen jungen intraepithelialen Melanophoren, glaube ich doch, dass sie aus jenen hervorgehen: in ihrer Lage, ihrer Form und ihrer Verbreitung stimmen sie mit jenen überein. Zwar zeigten die jungen Melanophoren keine Sphäre. Doch ist es auffällig, dass ihr Kern häufig nicht in der Mitte der Protoplasamasse befindlich ist, sondern (Fig. 61b u. c, Taf. IX) seitliche Lage im Zelleib einhält; das dürfte auf die Gegenwart einer zentral gelegenen Sphäre hinweisen, die allerdings in meinen Präparaten nicht zum Vorschein kam. Der Grössenunterschied der jungen Melanophoren und dieser intraepithelialen Pigmentzellen fällt noch weniger ins Gewicht, da ich noch zeigen werde, dass die Melanophoren im Laufe ihrer Entwicklung wachsen. Es bliebe noch zur Identifizierung beider Zellformen der Nachweis übrig, dass die blauen Granula der jungen Melanophoren später zu den Melaninkörnchen werden. Nun beobachtet man regelmässig zwischen den bräunlichen Granula der epidermalen Melanophoren des älteren Embryos einen bläulichen Schimmer, der, auch in den Ausläufern sichtbar, bei deren minimaler Dicke kaum durch das gefärbte Protoplasma der Chromatophoren bedingt sein kann, das immer sehr schwache Färbbarkeit zeigt. Ferner begegnet man Zellen (Fig. 62d, Taf. IX) unter den intraepithelialen Melanophoren, die durch geringe Grösse den jungen Melanophoren noch ähnlicher, durch das mangelnde Hervortreten einer Sphäre und den äusserst geringen Gehalt an Melaninkörnchen ausgezeichnet sind; offenbar stellen sie eine Übergangsform zwischen den jungen Melanophoren des früheren und den epidermalen Melanophoren des älteren Stadiums dar. In diesen Zellen glaubte ich auch neben den bräunlichen Granula bläuliche zu erkennen. Schliesslich fand ich unter den subepidermalen Melanophoren des älteren Embryos vereinzelt solche, die ganz überwiegend mit blauen, vielleicht auch einigen, vornehmlich zentral gelegenen, schwach bräunlichen Granula erfüllt waren (Fig. 63, Taf. IX). Es kann aber wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese

blauen Körnchen eine Vorstufe der Melaningranula darstellen. Bei dieser Gelegenheit sei auch nochmals daran erinnert, dass in den subepidermalen Melanophoren durchweg derartige blaue Körnchen in embryonaler Zeit vorkommen (vgl. S. 133), die demnach als unreife Granula gedeutet werden müssen. Der allmähliche Farbenübergang von Blau zu Braun, der den exaktesten Nachweis geben würde, dass die blauen Granula sich allmählich verfärben, dürfte bei ihrer winzigen Grösse wohl kaum jemals an einzelnen Körnchen zu erbringen sein; schon eine minimale Veränderung der Einstellung lässt selbst bei den besten optischen Mitteln einen leichten Wechsel der Farbe eines Körnchens eintreten, so dass manchmal der Entscheid ob blau oder leicht braun gefärbt, kaum möglich ist (vgl. S. 131). Dass eine blaue (plasmatische) Vorstufe der Melaningranula sehr wohl vorhanden sein kann, geht ja auch aus der Tatsache hervor, dass die ausgereiften Melaningranula künstlich gebleicht und nachträglich mit Farben wieder gefärbt werden können. Dieser Umstand zeigt, dass die Melaninkörnchen nicht rein aus Melanin bestehen, sondern eine plasmatische Grundlage besitzen. Nach unseren Erfahrungen bei den Drüsengranula erscheint es fast sicher, dass die plasmatische Grundlage der Melaningranula eine spezifische Körnung des Plasmas darstellt, welche mit der Bildung des Melanins betraut ist.

Bei der vorstehend geschilderten Sachlage kann es meines Ermessens keinem ernstlichen Zweifel unterliegen, dass die von mir bei *Geckolepis* beschriebenen jungen Melanophoren tatsächlich solche sind, also zunächst die intraepithelialen Melanophoren des späteren Stadiums aus sich hervorgehen lassen. Und wenn die Vermutung richtig ist, dass die intraepithelialen Melanophoren auch hier zum Teil schon in die Kutis rückgewandert sind, so stellen sie auch die Jugendstadien der subepidermalen dar.

Während der Entwicklung der Melanophoren nimmt ihre Grösse so beträchtlich zu, dass diese Tatsache auch ohne Messung augenfällig wird. Um aber eine genauere Vorstellung zu geben, sei angeführt, dass die subepidermalen Melanophoren des älteren embryonalen Stadiums von *Geckolepis* mitsamt den Ausläufern höchstens 80 μ im Durchmesser aufweisen, während die entsprechenden Zellen des erwachsenen Tieres bis 200 μ erreichen. Eine solche Vergrösserung des Zelleibes konnten wir ja auch im Laufe der

Umwandlung der jungen zu den intraepithelialen Melanophoren bei *Geckolepis* feststellen. Diese Volumzunahme der Zellen ist wohl weniger auf eine Vermehrung ihres indifferenten Plasmas als auf eine längere Zeit andauernde Produktion der Granula zurückzuführen, in ähnlicher Weise, wie die Grössenzunahme von Drüsenzellen und Oozyten auf der Anhäufung von Sekretgranula bezw. Nahrungsdotter beruht. Vielleicht könnte es zunächst erstaunlich erscheinen, dass die subepidermalen Melanophoren durch Rückwanderung von intraepithelialen in die Kutis entstehen sollen, da zwischen den beiden Zellformen ein so bedeutender Volumunterschied besteht. Doch dürfte dieser Unterschied durch stärkeres Wachstum der Melanophoren bei ihrem Übergang in die Kutis ausgeglichen werden, da ihnen hier bessere Ernährungsbedingungen und grössere Möglichkeit zur räumlichen Entfaltung geboten sind.

Embryonale Melanophoren erscheinen regelmässig heller als die der erwachsenen Tiere; das beruht nicht nur auf dem geringeren Gehalt an Melaninkörnchen, sondern auch auf dem Umstand, dass die Farbe der einzelnen Körnchen erst allmählich volle Intensität erreicht. Sehr wahrscheinlich nehmen die Granula im Laufe ihrer Entwicklung etwas an Grösse zu, obwohl es bei ihrer geringen Dimension schwer hält, sich durch Messung davon zu überzeugen.

III. Die Allophoren.

a) Untersuchungsmethoden.

Hinsichtlich der Definition der Allophoren und ihres Vorkommens verweise ich auf die früheren Angaben (siehe S. 107); es sei nur noch einmal kurz erwähnt, dass Zellen dieser Art bis jetzt bei *Phelsuma*, *Uroplatus*, *Anguis*, *Chamaeleo* sicher bekannt geworden sind, dass auch vielleicht die von Thilenius (1897, S. 528) bei *Agama inermis* beschriebenen Elemente hierhin gehören. Im folgenden bringe ich Beobachtungen an den bislang übersehenen Allophoren unserer einheimischen Lacertiden, ferner eingehende Mitteilungen über den feineren Bau der Allophoren von *Uroplatus*, über die ich schon an anderer Stelle einiges veröffentlicht habe. Ich bin überzeugt, dass genauere Nachforschungen eine weitere Verbreitung dieser Zellen ergeben werden. Daher möchte ich im

folgenden einige Winke für die Untersuchung dieser Elemente vorausschicken, die späteren Untersuchern von Nutzen sein dürften.

Bei der geringen Durchsichtigkeit der Reptilienhaut ist eine Beobachtung der Allophoren im überlebenden Zustand nicht möglich, zum wenigsten nicht bei unseren einheimischen Lacertiden. Will man die Haut einer Form auf das Vorkommen von Allophoren prüfen, so fixiert man sie in einer säurefreien Flüssigkeit, etwa Alkohol, Formol oder Sublimat, auch Flemmingsche Flüssigkeit ist brauchbar (bei Lacertiden mit Erfolg versucht) und stelle zunächst Balsamtalpräparate kleiner Hautstücke her. An solchen wird man wohl immer Stellen ausfindig machen, die soweit von Guanin frei sind, dass etwa vorhandene Allophoren kenntlich werden. Während bei (im Balsampräparat erhaltener) roter, orange- oder blauroter Farbe dieser Elemente kein Zweifel an ihrer Eigenart bestehen kann, sind Allophoren von schwächeren gelblichen Tönen nicht immer leicht von Guanophoren zu unterscheiden; in diesem Falle gibt die Untersuchung in polarisiertem Licht den gewünschten Aufschluss: fehlt die Doppelbrechung, so liegen Allophoren vor. An solchen Totalpräparaten habe ich die Allophoren von *Phelsuma*, *Uroplatus*, *Anguis* zuerst aufgefunden und an guaninfreien Stellen konnte ich schon so allerlei Einzelheiten ihres Baues feststellen. Gewöhnlich ist die Beständigkeit des Allophorenpigments gegenüber Säuren und Alkalien zu gering, um mittels ihrer aus den fixierten Hautstücken die Guanophoren zu entfernen und so unvergleichlich klarere Bilder der zurückgebliebenen Farbzellen, der Melanophoren und Allophoren, zu gewinnen; meist verschwindet der Allophorenfarbstoff, ehe der kristallinische Inhalt der Guanophoren hinreichend gelöst ist. Bis jetzt gelang es mir nur, von *Phelsuma* mittels dieser Methode brauchbare Präparate zu erhalten; bei den Lacertidenallophoren insbesondere glückte dieses Verfahren nicht; doch dürfte die Methode immerhin zu versuchen sein, da sie beim Gelingen sehr hübsche Bilder gibt. Bei massenhafter Anhäufung von Guanophoren wird man daher im allgemeinen auf das Studium von Schnittpräparaten angewiesen sein, die mit neutralen Mitteln fixiert sind (s. o.). Solche Präparate untersuche man zunächst, in Balsam montiert, ungefärbt; denn, da die Allophorengranula verschiedene Farbstoffe stark speichern, ist im gefärbten Präparat nicht nur ihre Eigenfarbe

verdeckt und unbestimmbar, sondern auch die Allophoren selbst sind dadurch leichter zu übersehen. Dabei empfiehlt es sich auch, die Schnittdicke nicht zu gering zu wählen (etwa 15—30 μ), weil die Intensität des Farbstoffes in geringer Schichtdicke manchmal so schwach ist, dass er leicht der Beobachtung entgeht. Hat man sich aber auf diese Weise des Vorkommens und der Verbreitung der Allophoren vergewissert, so untersuche man dünnere, verschieden fixierte und gefärbte Schnitte. Hält man sich an diesen vorgeschlagenen, einfachen Untersuchungsgang, so werden einem die Allophoren kaum verborgen bleiben können. —

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch erwähnen, dass ich kürzlich wieder Gelegenheit hatte, die roten Allophoren der Blindschleiche zu untersuchen. Bei der Gegenwart der Knochenschuppen ist hier die Untersuchung an Schnittpräparaten wenig empfehlenswert, und ich habe mich wie früher (W. J. Schmidt 1914, Seite 6f.) darauf beschränkt, Balsamtalpräparate einzelner Schuppen vorzunehmen. In der Schwanzgegend waren die Allophoren in Form meist reich verästelter und dicht gelagerter Zellen zahlreich vertreten. Sie halten sich auf der Oberseite der Knochenschuppen und nehmen, soweit sich das nach dem Flächenbild beurteilen lässt, mit den Melanophoren und Guanophoren das gleiche Niveau der Haut ein, halten sich also in der schmalen Bindegewebszone zwischen Epidermis und Knochenplättchen. Eigentümlicherweise fehlten diesem Tier die gelblichen und orangefarbigten Allophoren anscheinend ganz und ebensowenig konnte ich bei ihm die Übergangsformen zwischen Melanophoren und Allophoren beobachten, welche ich a. a. O. beschrieben habe.

b) Allophoren der Lacertiden.

Alle drei untersuchten Lacertiden, *Lacerta agilis*, *Lacerta vivipara* und *L. muralis*, enthalten in ihrer Rückenhaut und, nach Ausweis meiner Präparate wenigstens, nur in dieser Allophoren. Die Zellen kommen nicht überall in der Rückenhaut vor, sondern sind auf bestimmte Lokalitäten beschränkt, an denen sie gruppenweise auftreten. Da die Allophoren der Lacertiden am Totalpräparat nicht hinreichend sicher festzustellen sind, so würde eine Untersuchung ihrer genaueren Verbreitung Schnitte durch zahlreiche Hautstellen, zum mindesten durch die charakteristischen verschiedenen Teile der Zeichnung voraussetzen,

die mir aber nicht zur Verfügung stehen. So muss ich die eingehende Klärung der Allophorenverbreitung und auch ihrer etwaigen sexuellen Differenzen späteren Untersuchungen überlassen und mich auf die Äusserung der Vermutung beschränken, dass die Allophoren hauptsächlich in den Flecken (Augenflecken) der Rückenhaut gelegen sein dürften.

Am mächtigsten entwickelt fand ich die Allophoren bei *Lacerta muralis* und auf diese Form beziehen sich daher die nachfolgenden Untersuchungen in erster Linie. Indessen verhalten sich diese Chromatophoren bei den beiden anderen genannten Eidechsenarten wesentlich in gleicher Weise. Die Allophoren kommen hauptsächlich der Oberseite der Schuppen zu, doch erstrecken sie sich bisweilen auch auf ihre Unterseite (vgl. Figur 46—48, Taf. VIII). Wie schon früher erwähnt (vgl. S. 119), liegen die Allophoren unmittelbar unter der Epidermis in gleichem Niveau mit den Lipophoren (also über den Guanophoren); dabei habe ich nie eine Untermischung dieser beiden Chromatophorenarten beobachtet, sondern sie treten gewissermassen füreinander ein. So begegnet man Schuppen, die keine Lipophoren besitzen, bei denen unter der gesamten Epidermis der Oberfläche sich eine geschlossene Allophorenzone (A) herzieht (Fig. 46, Taf. VIII), und wiederum anderen, bei denen die Lipophorenschicht (L) plötzlich abbricht, um in einer Allophorenzone (A) ihre Fortsetzung zu erhalten (Fig. 47, Taf. VIII). Im letzten Falle sah ich stets ein konstantes Lageverhältnis der Allophoren und Lipophoren, derart, dass diese den proximalen, jene den distalen Teil der Schuppe einnehmen.

Die Farbe der Lacertidenallophoren zeigt alle Übergänge von einem lichten Gelb bis zu einem kräftigen Orangerot. Dabei ist es charakteristisch, dass — wenn überhaupt, wie oft der Fall, Verschiedenheiten des Farbentones in einer Schuppe nebeneinander vorkommen — die Farbe zum freien Schuppenrand hin eine Steigerung von gelb zu orange aufweist und dann auf der Unterseite der Schuppe allmählich wieder bis zu Gelb herabsinkt (vgl. Fig. 46, Taf. VIII). Am intensivsten erschien mir die Farbe bei *Lacerta muralis*, am wenigsten kräftig bei *Lacerta vivipara*; *L. agilis* hält in diesem Punkte die Mitte zwischen beiden genannten Formen. Auch war bei *Lacerta muralis* die Allophorenschicht, insgesamt betrachtet, am dicksten und gegen die darunter befindliche Guanophorenschicht scharf abgesetzt

(Fig. 46, 47, Taf. VIII), so dass sie schon bei schwachen Vergrösserungen an ungefärbten Schnitten wohl kenntlich ist und im Kontrast zu den Guanophoren und Melanophoren einen sehr hübschen Anblick gewährt. Bei *Lacerta agilis* und *L. vivipara* treten bei der geringen Mächtigkeit der Schicht und ihrer weniger geradlinigen Abgrenzung nach unten diese Verhältnisse erst bei stärkeren Vergrösserungen gut hervor (Fig. 48, Taf. VIII). Infolge der bedeutenderen Abplattung der Schuppen lässt sich bei *Lacerta agilis* einwandfrei dartun, dass die Allophoren (übrigens auch die Guanophoren) auf die Unterseite der Schuppen übergehen (vgl. Fig. 48, Taf. VIII).

Unter stärkeren Vergrösserungen lassen ungefärbte Präparate, wie sie auch der bisherigen Schilderung zugrunde liegen, erkennen, dass das Allophorenpigment an Körnchen gebunden ist (Fig. 49, Taf. VIII, A). Was bei schwächeren Vergrösserungen sich als eine mehr oder minder einheitliche Schicht darbot, löst sich nunmehr in Anhäufungen von Granula auf. Die einzelnen Zellen (A, Fig. 49, Taf. VIII) der Allophorenschicht voneinander abzugrenzen, hält bei derartigen dickeren Schnitten aber sehr schwer, gelingt nur stellenweise und auch dann nur bei genauerem Zuschauen. Man gewinnt dann den Eindruck, dass die dicht beieinander gelagerten Zellen von dem basal gelegenen Zelleib nur wenige und spärlich verästelte Ausläufer annähernd senkrecht gegen die Epidermis entsenden, längere, stärker divergierende Zellfortsätze dagegen nicht vorhanden sind. In manchen Zellen gewahrt man im Zelleib eine hellere, rundliche oder ovale Stelle, die dem Kern entspricht gemäss dem Vergleich mit gefärbten Schnittpräparaten (s. u.). Ähnliche Lücken sieht man auch im oberen Teil der Allophorenschicht unter der Epidermis zwischen den Zellausläufern; sie dürften im ungefärbten Präparat nicht deutlich sichtbaren Bindegewebsmassen ihren Ursprung verdanken. Fig. 49, Taf. VIII stellt einen stark vergrösserten Ausschnitt eines Präparates dar, wie es etwa in Fig. 46, Taf. VIII wiedergeben ist, und lässt gut die verschiedenen Dimensionen der an der Färbung beteiligten Chromatophoren erkennen. Die kleinsten Elemente (wenn man den Zelleib allein ins Auge fasst) sind die mit einem Teil ihres Zellkörpers subepithelial gelegenen epidermalen Melanophoren (M₁), dann folgen die Allophoren (A) und weitaus die grössten sind die subepidermalen Melanophoren (M).

In allen bis jetzt bekannten Fällen bleiben die Allophoren immer wesentlich an Umfang hinter den subepidermalen Melanophoren zurück.

Die ungefärbten Schnittpräparate finden ihre Ergänzung an dünneren gefärbten Schnitten (Fig. 50, Taf. VIII). Solche zeigen zunächst den Kern der Allophoren, der bei der starken Eisenhämatoxylinfärbung als rundliche, tief schwarze Masse erscheint (in A). Bei schwächerer Tinktion oder bei Anschnitten solcher Kerne erkennt man aber, dass die Kerne normalen Bau besitzen und ein chromatisches Gerüstwerk umschliessen. Alle Lacertidenallophoren scheinen einkernig zu sein, gleich denen von *Uroplatus*; doch sei hier daran erinnert, dass die Allophoren von *Phelsuma* vielfach zweikernig sind (W. J. Schmidt 1912 a, S. 185). Die Eigenfarbe der Allophorengranula wird bei der Doppelfärbung Eisenhämatoxylin-Eosin vollkommen verdeckt (nachdem sie auch vielleicht durch die Beizung mit Eisenaun gelitten hat), und die Körnchen erscheinen nunmehr meist rot, von Eosin gefärbt, nur vereinzelte von Eisenhämatoxylin geschwärzt (vgl. Fig. 50, Taf. VIII). Weiter sieht man an den gefärbten Präparaten, dass die Allophoren ähnlich wie die Guanophoren in ein Fachwerk von Bindegewebe (B) eingelassen sind, das vornehmlich aus senkrecht emporstrebenden Fasern besteht, welche die einzelnen Zellen voneinander trennen und die Verlaufsrichtung ihrer Ausläufer bestimmen.

Sphäre oder Zentrosom vermochte ich in den Lacertidenallophoren nicht nachzuweisen; ebensowenig sah ich Verteilungszustände ihrer Granula, die darauf schliessen liessen. Vielmehr waren die ziemlich gleich grossen Granula immer gleichmässig in Zelleib und Ausläufern zerstreut. Wenn diese negativen Feststellungen also zunächst gegen die Anwesenheit einer Sphäre und gegen die Möglichkeit intrazellulärer Körnchenströmungen zu sprechen scheinen, so muss ich doch andererseits betonen, dass bei den Allophoren von *Phelsuma* (W. J. Schmidt 1912 a, S. 185) und von *Uroplatus* (siehe S. 168) die Sphäre so gut ausgebildet ist, dass ihr Fehlen bei den Lacertiden zunächst befremdlich wirkt und von späteren Untersuchungen in diesem Punkte weitere Aufklärung zu erwarten ist.

c) Allophoren von *Uroplatus*.

Die folgenden Angaben über die Allophoren (Phaeophoren) von *Uroplatus* beziehen sich auf den feineren Bau, vornehmlich

auf die protoplasmatischen Strukturen dieser Zellen, denen ich in meiner ersten Mitteilung über diese Elemente (W. J. Schmidt 1913, S. 388f.) keine besondere Aufmerksamkeit schenkte: sie beruhen auf Beobachtungen an den damals hergestellten Präparaten, die aber zum Teil kräftiger mit Eisenhämatoxylin nachgefärbt wurden. Hinsichtlich der Lagerung und Verbreitung dieser Elemente verweise ich auf die dort gegebene Beschreibung und die Schnittbilder; doch muss ich die Mitteilungen betreffs des Vorkommens dieser Zellen dahin ergänzen, dass hierher gehörige Zellformen auch auf der Bauchseite des Tieres zu finden sind. Zwar ist es mir nicht gelungen, an Totalpräparaten der Bauchhaut diese Zellen festzustellen, ich kann daher auch keine Angaben über die Eigenfarbe der Granula dieser Elemente machen; aber auf Schnitten begegnete ich Zellen (Fig. 22—27, Taf. VI), die gemäss ihrer Lage in der Haut den Allophoren der Rückenseite entsprechen, und zwar am meisten an die feinkörnigen Formen der Rückenseite sich anschliessen, so dass wohl hinsichtlich ihrer Zugehörigkeit zur Gruppe der Allophoren überhaupt kein Zweifel bestehen kann.

Wie aus Textfig. 2b (S. 117) zu ersehen ist, liegen die Allophoren von *Uroplatus* in die Schicht der Guanophoren eingebettet und nur ihre Ausläufer erreichen die Epidermis. Daher ist im allgemeinen nicht viel von ihnen an Totalpräparaten zu sehen. Doch kommen, wie ich schon früher angegeben habe, in der Hautfalte am Rumpf einzelne Schuppen vor, die nur ganz wenige Melanophoren und Guanophoren, aber zahlreiche Allophoren (Phaeophoren) enthalten. Nach einer solchen Stelle ist in Fig. 14, Taf. VI eine Gruppe von Allophoren wiedergegeben. Was an diesen Chromatophoren der Rückenseite zunächst auffällt, ist, abgesehen von ihrer Farbe, die bedeutende Grösse der Granula. Allerdings kommen hinsichtlich der Dimensionen der Körnchen beträchtliche Schwankungen sowohl in ein und derselben Zelle vor, als auch weichen verschiedene Zellen in diesem Punkte stark voneinander ab. So finden sich in der Rückenhaut alle Übergänge zwischen mehr grobkörnigen und mehr feinkörnigen Zellen, wobei zum Teil die Granula ein und derselben Zelle überwiegend eine bestimmte Korngrösse zeigen, zum Teil aber auch dieselben Zellen gleichzeitig sehr grosse und kleinere Körnchen umschliessen können. Den Allophoren der Bauchhaut dagegen fehlen

die gröberen Granula ganz: sie sind gleichmässig mit Granula erfüllt, bei den kleinsten in den Zellen der Rückenseite entsprechen. Auch bei den Melanophoren kommen, wie man sich bei genauerer Untersuchung vielfach vergewissern kann, Schwankungen in der Grösse der Granula vor, aber im allgemeinen wird doch eine Durchschnittsgrösse eingehalten; solche Unterschiede in der Grösse der Granula wie bei *Uroplatus* zeigen weder die Allophoren von *Phelsuma* noch die von *Anguis* und den Lacertiden.

Auch in der Form bestehen Unterschiede zwischen den Zellen der Rücken- und Bauchhaut. Die dorsalen Allophoren besitzen durchweg einen kugeligen Zelleib, von dem aus nur spärliche, kurze und wenig gekrümmte, plumpe, kaum verästelte Ausläufer zum Epithel hin abgehen. Im Totalpräparat (Fig. 14, Taf. VI) kommen die Ausläufer, weil in Flächenansicht verkürzt erscheinend, nur mangelhaft zum Vorschein. Fig. 15, Taf. VI gibt eine Vorstellung davon, wie derartige Zellen, mit ihren Ausläufern im Schnitt getroffen, sich darbieten. Bei den meisten Abbildungen dieser Zellen (Fig. 16—21, Taf. VI) ist auf die Wiedergabe der Zellfortsätze verzichtet worden. Vereinzelt finden sich in der Rückenhaut Allophoren mit längeren Fortsätzen, die durch ihren feinkörnigen, karminroten Inhalt ausgezeichnet sind. Ihnen schliessen sich hinsichtlich der Form und der feinkörnigen Beschaffenheit der Granula (wohl nicht aber hinsichtlich der Farbe) die ventralen Allophoren an. Sie ähneln in ihrer Gestalt den subepidermalen Melanophoren, besitzen also einen ellipsoidalen Zelleib, von dem weit ausgreifend mehrfach verästelte Fortsätze zur Epidermis emporstreben (Fig. 22—24, Taf. VI).

Wie ich schon früher ausführte (a. a. O. S. 389) und mit farbigen Abbildungen belegte, geht die an Granula gebundene Färbung der Allophoren von *Uroplatus* von mattgelb über orangerot bis braunrot und karminrot. Auch trifft man gelegentlich Farbtöne mit leichtem Anklang nach Violett hin, an die Farbe der Allophorengranula von *Phelsuma* erinnernd, so dass die ganze Farbenskala, die bisher bei Allophoren gefunden wurde, ziemlich geschlossen erscheint, indem überall die Reihe Gelb-Orange-Rot-Violett mehr oder minder vollständig wiederkehrt.

Ebenfalls habe ich schon früher (a. a. O. Seite 390) darauf aufmerksam gemacht, dass die Granula nicht aus reinem Farbstoff bestehen, sondern ein ungefärbtes Substrat als Träger

des Farbstoffes erscheint, ganz analog dem Verhalten der Melaninkörnchen. Wie diese können die Körnchen, entpigmentiert, wieder gefärbt werden, speichern überhaupt verschiedene Farbstoffe so stark, dass an gefärbten Schnitten ihre Eigenfarbe vollkommen unterdrückt wird. Die kleineren Körnchen in den Allophoren erscheinen rundlich, die grösseren lassen öfter (Fig. 16, 17, 21, Taf. VI) Abweichungen von der Kugelform erkennen, sind entweder etwas unregelmässig gestaltet oder weisen eine merklich längere Achse auf. Die grössten Granula zeigen manchmal noch eine feinere Struktur, der einzige bis jetzt bekannte derartige Fall: schon am ungefärbten Präparat tritt in ihrer Mitte ein stärker gefärbtes Körnchen auf, das sich auch an den gefärbten Schnittpräparaten erhält und in einigen der Abbildungen (vor allem Fig. 21, Taf. VI) zur Darstellung gekommen ist. Vielleicht ist, wie ich schon damals äusserte, diese Struktur als Ausdruck eines appositionellen Wachstums der Körnchen zu deuten.

Die Allophoren von *Uroplatus* sind anscheinend immer einkernig. Der grosse Kern, der meist neben spärlichen Chromatinkörnchen einen mächtigen Nukleolus enthält, liegt exzentrisch, gewöhnlich dem Unterrand der Zellen genähert, nur gelegentlich (Fig. 17, Taf. VI) seitlich, nie aber am Oberrand der Zelle. In den Allophoren der Rückenhaut (Fig. 16—20, Taf. VI) ist er mehr rundlich, in denen der Bauchseite, entsprechend der gestreckten Form des Zelleibes, mehr länglich (Fig. 22—26, Taf. VI). Er ist durch eine gut sichtbare Kernmembran vom umgebenden Plasma geschieden.

Hinsichtlich der Sphäre konnte ich in meinen ersten Mitteilungen (a. a. O. S. 391) nur angeben, dass ein zentraler körnchenfreier oder körnchenarmer Bezirk, der auch eine bestimmte Lagebeziehung zum Kern zeige, ihre Stelle verrate; die Sphäre selbst nachzuweisen, gelang mir damals nicht. In der Tat bleibt unter allen Umständen eine mitten im Zellkörper gelegene, mehr oder minder kugelige Partie frei von grösseren Granula (Fig. 15 u. 19, Taf. VI), während kleinere Pigmentkörnchen doch in sie einzudringen vermögen. Die Grösse dieser Stelle ist gewöhnlich etwas geringer als der Umfang des Kerns. Bald erscheint sie sehr scharf gegen ihre Umgebung abgesetzt (Fig. 19, Taf. VI), indem die Granula in ihrem Umkreis eine wohlumschriebene Grenze bilden, bald springen die Granula unregelmässiger gegen

den körnchenfreien Bezirk vor, dringen auch, wenn sie klein sind, in ihn ein und erschweren dadurch eine sichere Abgrenzung des Sphärenbezirkes (Fig. 15 u. 20, Taf. VI). An stark gefärbten Präparaten und zwar an Zellen, die nur spärliche und meist grössere Granula enthalten, welche die Peripherie des Zelleibes und die Ausläufer einnehmen, erblickt man die Sphäre selbst. Zentral im Zellkörper liegt eine kugelige oder auch leicht von der Kugelform abweichende Protoplasamasse, die grössere Färbbarkeit und offenbar auch grössere Dichtigkeit besitzt (Fig. 16—18, Taf. VI) als das Zytoplasma. Nur selten hebt sie sich scharf von ihrer Umgebung ab (Fig. 16, Taf. VI), meist geht sie durch eine Zone dunkler erscheinenden Protoplasmas allmählich in das hellere periphere Zellplasma über (Fig. 17, 18, Taf. VI); doch kann man auch in den letzten Fällen gewöhnlich bei längerem Zusehen im Innern dieser periplastischen Zone die eigentliche Sphäre einigermassen optisch herauschälen. Hat man an solchen besonders günstigen Allophoren einige Erfahrung über das Aussehen der Sphären gewonnen, so gewahrt man auch in anderen Zellen wenigstens Andeutungen derselben (Fig. 15, 20, 21, Taf. VI) in Form meist kleinerer und weniger gut abgesetzter dunklerer, kugeliger, plasmatischer Gebilde, die in der Mitte des körnchenfreien Bezirks gelegen sind.

Von der Sphäre oder der sie umgebenden periplasmatischen Zone geht in manchen Zellen (Fig. 15—18, Taf. VI) deutlich kenntlich eine feine radiäre Strahlung allseits ab, die sich fast bis an die Peripherie des Zelleibes verfolgen lässt. Die Strahlung besteht aus zarteren, aber auch dichter gelagerten Fäden als bei den Melanophoren und fällt daher nicht so leicht in die Augen. Ihr Aussehen erinnert vollkommen an die Aster, die an den Polen der Kernspindel auftreten, und ich trage daher kein Bedenken, sie gleich diesen als protoplasmatische Strukturen zu betrachten (vgl. auch S. 149).

Die bisherigen Angaben über die Astrophäre der Allophoren bezogen sich auf die in der Rückenhaut vorkommenden Zellen; die Allophoren der Bauchhaut weichen nicht unwesentlich davon ab. Zunächst habe ich eine grössere körnchenfreie Stelle, die der Lage nach den Sphärenbezirk darstellte, nie beobachten können; doch mag das damit zusammenhängen, dass diese Zellen nur sehr kleine Granula enthalten, die in die Sphäre selbst einzudringen pflegen. An stärker gefärbten Präparaten (Fig. 23, Taf. VI) ver-

decken die Körnchen gewöhnlich die Sphäre ganz; nur einmal sah ich in der Nähe des Kernes einen rundlichen, wenig scharf begrenzten Fleck, der gemäss seiner Lage wohl nur der Sphäre entsprechen kann (Fig. 22, Taf. VI). Viel lehrreicher sind die Allophoren der Bauchhaut an Präparaten, die so schwach gefärbt sind (Fig. 24—27, Taf. VI), dass die Granula dieser Zellen nur wie eine undeutliche Punktierung des Zellplasmas erscheinen. Fast in jeder solchen Allophore erblickt man alsdann bei günstiger Schnittrichtung eine kleine kugelige, dunklere Stelle, der Sphäre vergleichbar, von welcher allseits eine ziemlich weit kenntlich bleibende Strahlung ausgeht. Die Strahlung ist nicht so zart und dicht wie in den erst beschriebenen Fällen und ihre Fäden sehen nicht so glatt und gerade aus wie dort, sondern erscheinen eher leicht gerunzelt, bisweilen auch streckenweise punktartig verdickt (Fig. 27, Taf. VI). Eine weitere Eigentümlichkeit ist die, dass die der Sphäre entsprechende zentrale Struktur beim Gebrauch der Mikrometerschraube sich nicht als kugelig erweist, sondern in der Regel auch bei stärkerer Veränderung der Einstellung sichtbar bleibt und dabei gelegentlich seitlich ausweicht, somit mehr eine fadenartige Gestalt besitzt. Demnach liegen hier Verhältnisse vor, die an die „Zentralstäbe“ erinnern, wie sie Zimmermann (1893a, S. 374) von den Melanophoren der Knochentische beschrieben hat.

Zentriolen in den Sphären nachzuweisen, ist mir im allgemeinen nicht gelungen, obwohl die Präparate zum Teil ausserordentlich stark mit Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbt waren. Nur in drei Fällen (Fig. 28—30, Taf. VI) beobachtete ich etwas Derartiges. Es handelte sich um auffallend kleine Zellen aus der Augengegend, die sehr arm an Körnchen waren und sich wohl den feinkörnigen Allophoren der Bauchseite am nächsten anschliessen. Diesen Elementen fehlte die grosse plasmatische Sphäre, und an ihrer Stelle erschienen ein oder auch zwei dicht beieinander gelegene, intensiv färbbare Körnchen, die von einer kleinen Ansammlung dunkleren Plasmas umgeben sind, von der Andeutungen einer Protoplasmastrahlung ausgehen. Grösse, Form und Färbbarkeit dieser winzigen Gebilde sprechen für ihre Zentriolennatur. Bei dieser Gelegenheit erlaube ich mir, an meine früheren Mitteilungen über die Allophoren (Porphyrphoren) von *Phelsuma* zu erinnern; auch diesen Zellen kommt eine Astro-

sphäre zu, in der gelegentlich ein Zentriol zu erkennen ist. Fehlt die grosse protoplasmatische Sphäre, wie bei *Phelsuma lineatum*, so ist auch hier nur ein grosses Zentriol sichtbar (vgl. W. J. Schmidt 1912a, S. 186.f).

Was die Allophoren von *Uroplatus* besonders interessant macht, ist das Verhalten ihrer Granula zum Sphärenapparate. So auffallende Unterschiede in der Verteilung der Granula wie bei den Melanophoren habe ich hier nie gesehen; aber auch unter den Allophoren findet man solche, deren Granula sich mehr zentral befinden (Fig. 21, Taf. VI), und andere, bei denen der mittlere Teil der Zelle frei von Pigmentkörnchen ist, während die Granula in der Peripherie gelagert sind (Fig. 17 und 18, Taf. VI). Daraus kann man wohl schliessen, nach Analogie mit den Melanophoren, dass auch den Allophoren eine intrazelluläre Körnchenbewegung zukommt. Zweierlei Tatsachen springen bei der Beobachtung einer grösseren Anzahl dieser Zellen in die Augen. Zunächst erscheinen nämlich die Granula öfter mehr oder minder deutlich in Reihen gestellt, die von der Sphäre nach allen Seiten hin radiär verlaufen (Fig. 15, 19, 20, Taf. VI), also mit den Fäden der Protoplasmastrahlung hinsichtlich der Richtung übereinfallen. Ferner besteht bei der Verteilung kleiner und grosser Granula, wenn sie in ein und derselben Zelle nebeneinander vorkommen, in bezug auf die Sphäre eine Gesetzmässigkeit derart, dass die kleinsten Körnchen der Sphäre zunächst liegen, die grösseren sich in weiterem Abstand von ihr halten. Besonders deutlich geht dieses Verhalten aus Fig. 21, Taf. VI hervor, die eine schrittweise Zunahme der Körnchengrösse mit der Entfernung von der Sphäre ohne weiteres zu erkennen gestattet. Als ein Spezialfall dieser Gesetzmässigkeit ist auch wohl die oben erwähnte Eigentümlichkeit zu betrachten, dass grössere Körnchen nie in die Sphäre eindringen. Auch findet man in Zellen, die nur grössere Körnchen besitzen, diese niemals dicht um die Sphäre geschart, sondern immer in der Peripherie der Zelle verteilt (Fig. 16—18, Taf. VI). Sind in einer Zelle verschieden grosse Granula enthalten und ist gleichzeitig die Reihenanordnung deutlich, so lässt sich verfolgen, dass jede Reihe in der Nähe der Sphäre mit kleinen Granula beginnt und allmählich mit der Entfernung von der Sphäre die Grösse der Pigmentkörner innerhalb der Reihen zunimmt (Fig. 20, Taf. VI).

Allerdings wird die Gesetzmässigkeit hinsichtlich der Verteilung der verschieden grossen Granula in ein und derselben Zelle bisweilen etwas durchbrochen, indem in der Peripherie der Zelle zwischen sehr grossen auch kleinere Körnchen vorkommen; aber wie ausgeprägt sie im allgemeinen herrscht, geht daraus hervor, dass sie schon am Totalpräparat auffällt, wenn man auf den Sphärenbezirk einstellt. Die Tatsache einer gesetzmässigen Verteilung der verschieden grossen Granula war mir auch bei meinen früheren Beobachtungen nicht entgangen, und unter dem Hinweis auf das gleiche Verhalten der Dotterkörnchen im Ei in bezug auf die Pole der Furchungsspindel habe ich ihren Wert für die Erklärung der intrazellulären Körnchenströmung in den Chromatophoren mit den Worten hervorgehoben, „dass hier wie dort die Kräfte, welche die Stellung der Körnchen hervorrufen, die gleichen sind“. Schliesslich ist noch bemerkenswert, dass die länglich geformten Pigmentkörnchen durchweg mit ihrer grösseren Achse radiär eingestellt sind (vgl. Fig. 20, Taf. VI). Wir werden die hier geschilderten Verhältnisse im Schlusskapitel bei den Erklärungsversuchen der intrazellulären Pigmentbewegung im einzelnen zu verwerten suchen.

Das Zytoplasma der Allophoren von *Uroplatus* scheint nicht von dieser überaus lockeren, im Leben wahrscheinlich flüssigen Konsistenz zu sein, wie wir es für den Zelleib der Melanophoren abgesehen von der Sphäre und ihrer Umgebung aus dem mikroskopischen Bild erschliessen zu glauben müssen. Vielmehr kann man bis zum Rand der Zellen das Protoplasma als eine zartgefärbte Masse verfolgen, die stellenweise durch Schrumpfung sich etwas von der grösseren Granula abgehoben hat. Hinsichtlich der äusseren Abgrenzung der Zellen liegt eine ähnliche Schwierigkeit vor, wie bei den Melanophoren: Die Zellen erscheinen nach aussen hin durch eine membranartige Verdichtung ihres Plasmas abgeschlossen, die besonders dann deutlich und einwandfrei zu sehen ist, wenn die Allophoren sich durch Schrumpfung etwas von dem normalerweise sie eng umhüllenden Bindegewebe abgehoben haben. Ob diese Grenzzone in dieser Weise auch im Leben besteht, muss ich dahingestellt sein lassen.

IV. Die Lipophoren.

a) Historisches.

Brücke (1851) waren die Lipophoren unbekannt; doch entging ihm ihr Anteil an der Färbung nicht, da er von *Lacerta viridis* bemerkte

(S. 41 = [199]): „Die Epidermis selbst ist mit weingelber Farbe durchscheinend und verwandelt somit das Blau oder Blaugrün in die schöne grasgrüne Farbe, mit welcher das Tier geziert ist“. Wie auch Keller (1895, S. 165) meint, ist diese Beobachtung auf die Gegenwart der Lipophoren zu beziehen.

Leydig hat sich über die zellige Natur der Lipophoren nicht bestimmt geäußert; jedenfalls war ihm das Lipophorenpigment wohl bekannt; denn 1868 (S. 74) erwähnt er unter den Farbstoffen der Lederhaut bei *Lacerta vivipara* ausser den Melanophoren und Guanophoren ein drittes Pigment, „das orangerote von körnigem und fettigem Aussehen“ und 1872 (S. 214) von der gleichen Art: „Im Weingeist aufbewahrt, nimmt die Rückenseite unserer Eidechse gern eine bläuliche Färbung an und das Orangerot des Bauches, weil aus einer Art Fett bestehend, blasst in Grauweiss ab“.

Als Entdecker der Lipophoren muss demnach Pouchet (1876) gelten, der sie sowohl bei der grünen Eidechse als auch beim Chamäleon durchaus kenntlich beschrieben, allerdings nicht abgebildet hat. Wie Blanchard (1880, S. 11) zur Behauptung kommt, dass Pouchet diese Elemente tab. VI Fig. 6 dargestellt habe, ist mir nach Durchsicht der Tafeln (I–IV!) und des Textes bei Pouchet unverständlich. Da die Darstellung Pouchets mehr bringt als die späteren Angaben über die Lipophoren, so sei sie im folgenden ziemlich vollständig wiedergegeben. Pouchet (1876) bezeichnet die Lipophoren als „pigment jaune“ oder „chromoblastes jaunes“ und berichtet zunächst von der grünen Eidechse (S. 59), dass sich unter der dünnen, unmittelbar aufs Epithel folgenden Bindegewebschicht („derme“ = kollagene Grenzlamelle) eine Lage gelben Pigments finde, das offenbar in Zellen eingeschlossen sei, die aber schwer einzeln zu beobachten seien. Nach Entfernen des Pigments mittels Alkohol und Äther oder längerer Mazeration mit schwacher Essigsäure werden alle grünen Hautstellen blau. Pouchet hält es für wenig wahrscheinlich, dass sich an den Lipophoren der Eidechse Bewegungserscheinungen abspielen. Die gelben Chromatophoren des Chamäleons (S. 62) gleichen nach Pouchet denen der Frösche und ihr Pigment ist wie bei jenen in einem Gemenge von Alkohol und Äther löslich. In den meisten Mazervationspräparaten bietet es sich als Tröpfchen dar; indessen hält es schwer, sich über die Lage der Zellen, die es enthalten, Rechenschaft abzuliegen. Untersucht man einen mit dem Rasiermesser abgetragenen und mit Soda aufgehellten grossen Hauttuberkel, so lässt sich aus der Verteilung der gelben Pigmentgranula, die grösser sind als $2,5 \mu$, erkennen, dass die durch das Reagenz zerstörten Zellen die Unterseite der eben erwähnten Bindegewebslage („derme“) einnehmen. Die Menge der gelben Chromatophoren wechselt nach den Individuen und Hautstellen. Ihr gegenseitiger Abstand entspricht etwa dem eigenen Durchmesser. Bisweilen macht die Verteilung der Granula die Stelle des Kernes kenntlich. Bei der Schwierigkeit, die Chromatophoren lebend zu beobachten, lässt sich über ihre etwaigen Bewegungserscheinungen nichts sicher feststellen, doch glaubt Pouchet ihnen solche Fähigkeiten zuschreiben zu müssen, da Bert beobachtete, dass derselbe Tuberkel aus reinem Gelb in mattes Weiss übergehen kann. — Fuchs (1914, S. 1585) ist eine Verwechslung begegnet, wenn er nach Pouchet

berichtet, die Lipophoren (Xanthophoren) seien nach Aufhellung des Gewebes mit Kreosot schlecht zu erkennen, träten aber nach Einwirkung von Alkali auf vorher mit Säuren behandelten Hautstücken deutlich als rötlichgelbe Zellen mit nach der Epidermis gerichteten Fortsätzen hervor. Die diesbezügliche Angabe Pouchets (1876, S. 65) betrifft vielmehr Allophoren, die Erythrophoren Kellers (1895), die Pouchet (S. 64) im Gegensatz zu den Melanophoren als kleine Chromoblasten aufführt, die näher als die Melanophoren der Oberfläche gelegen und mit einem in roten Tönen gefärbten Pigment beladen seien. Um diese zu erkennen, ist in der Tat eine Behandlung der Haut mit Säuren oder Alkalien vorteilhaft, da der Inhalt der Guanophoren dadurch gelöst wird und die Haut an Durchsichtigkeit gewinnt; die sehr empfindlichen Lipophoren aber lassen sich so kaum darstellen.

Ob sich die Angabe von Braun (1877, S. 19), dass bei der jungen *Lacerta Lilfordi* über dem schwarzen ein gelbes Pigment in sternförmigen Zellen abgelagert sei, auf Lipophoren bezieht, wie Fuchs (1914, S. 1585) annimmt, lässt sich schwer mit Gewissheit sagen. Mir scheint es vielmehr, dass es sich hier um Guanophoren handelt, die häufig in durchfallendem Licht gelb erscheinen, und das um so mehr, als Braun (S. 18) bei der erwachsenen *Lacerta Lilfordi* nur ein Pigment, die Melanophoren, kennt, es aber kaum zweifelhaft ist, dass allen Lacertiden, sofern sie grüne Farben besitzen, Guanophoren zukommen. Für diese Auffassung spricht auch, dass Braun (S. 19) irrtümlich annimmt, dass Blau durch das Fehlen von braunem Pigment in der Hornschicht bei Gegenwart von Melanophoren in der Kutis zustande komme, während doch Blau durch eine Guanophorenschicht auf schwarzem Hintergrund entsteht. Allerdings nähert sich Braun wieder der richtigen Auffassung dadurch, dass er das gelbe Pigment beim jungen Tier für die Entstehung von Grün verantwortlich macht. Auch aus der Angabe von Braun (S. 19), das gelbe Pigment fehle dem ausgewachsenen Tier bis auf ganz wenige Stellen, lässt sich nichts Gewisses über seine Guanin- oder Lipochromnatur sagen. Dass aber Lipophoren bei *Lacerta Lilfordi* vorkommen können, soll durch diese Ausführungen keineswegs bestritten werden, erscheint vielmehr für die Erklärung der bei ihr vorhandenen Farbe Grün gefordert.

Blanchard (1880, S. 12) bemerkt ausdrücklich, dass bei *Lacerta ocellata* die von Pouchet (s. o.) bei der grünen Eidechse und beim Chamäleon beobachtete Schicht gelben Pigments nicht vorkomme; das dürfte wenigstens für die in der Mitte grüngelben Augenflecken der Rückenseite kaum wahrscheinlich sein.

Keller (1895, S. 147—148) schildert die Lipophoren vom Chamäleon als einfache, aber nicht zusammenhängende Schicht kugelliger Zellen mit schönem grossen Kern, dicht unter der Epidermis, oberhalb der (äusseren) Guanophorenlage (Ochrophoren), als solche sind sie auch insbesondere in Fig. 2, tab. IV kenntlich. Da Keller nur Alkoholmaterial untersuchte, kann er über den Inhalt dieser Elemente keine Angaben machen, schliesst sich indessen hierin wie auch in der Annahme ihrer Kontraktilität Pouchet an und nennt sie wegen ihres vermuteten Inhalts von fettähnlichen Tröpfchen und gelben Körnern „Xanthophoren“ (später im Text immer richtiger

Xanthophoren). Auch bei *Calotes jubatus* (S. 165) fand Keller zwischen Epidermis und Guanophoren (Ochromophoren-)schicht, eine entsprechende zusammenhängende Zellenlage, die, im Alkoholmaterial farblos, nach Analogie mit den durchaus ähnlich gestalteten Verhältnissen bei Lacerten, als Xanthophoren angesprochen werden. Bei *Lacerta viridis* sah Keller die Xanthophoren (S. 165) als körnige Zellen in einfacher Lage von sehr verschiedener Breite dicht unter der Epidermis, deren hellgelber, anscheinend diffuser Farbstoff manchmal, wohl durch das Untersuchungsmedium veranlasst, die Zellen in Tröpfchenform verlässt. Doch gelang Keller eine feinere histologische Untersuchung der Xanthophoren auf ihren Inhalt nicht, weil mit dem Einbettungsverfahren das gelbe Pigment verloren geht.

Später hat W. J. Schmidt (1912, S. 218) in den Rückenhöckern von *Phelsuma*-arten (vgl. Textfig. 2 c, S. 117) eine schmale Zone zwischen der kollagenen Grenzlamelle und dem Oberrand der Guanophorenschicht festgestellt, in der abgeplattete Kerne sichtbar waren. Da diese Schicht ihrer Lage nach ganz den von Keller (1895) beschriebenen Xanthophoren entspricht, wurde sie in diesem Sinne gedeutet, womit auch die intensiv grüne Färbung der betreffenden *Phelsuma*-arten im Leben im Einklang steht. Ferner habe ich bei *Anguis* (W. J. Schmidt 1914, S. 6) Lipophoren mit ziegelrotem Pigment beschrieben.

Die bisherigen Angaben über Lipophoren beziehen sich nur auf *Saurier* und *Chamäleons*; sie sind in diesen Gruppen zweifellos noch weiter verbreitet, da für verschiedene Formen bekannt ist, dass ihre orange und rote Färbung in Alkohol sich verliert (vgl. Fuchs 1914, S. 1586). Auch den Schlangen dürften Lipochrome keineswegs fehlen; bei den prächtig zinnoberrot gefärbten *Elaps corallinus* erblassen die roten Ringe sehr bald, wenn man die Haut abzieht (Kontraktion der Lipophoren oder Expansion der Melanophoren? Sch.), und wirft man sie in Weingeist, so schwindet das Rot, wenn es dem Licht ausgesetzt wird, auch mehr oder weniger, nach einigen Jahren aber vollständig. Die Farbstoffe scheinen durch den Weingeist aufgelöst und ausgezogen zu werden; denn dieser nimmt von ihnen eine blassrötliche Färbung an (Werner 1913, S. 423). Dass Lipochrome auch bei Schildkröten vorkommen, ist bei dem Ablassen der im Leben schön grün und rot gefärbten Formen in Alkohol (Material der Museen) sehr wahrscheinlich, und ich möchte hier die Aufmerksamkeit auf folgende Beobachtungen von L. Agassiz lenken, vor allem, weil es sich um Formen handelt, die jetzt auch lebend nach Europa kommen und deren Untersuchung sicher wertvolle Ergebnisse liefern würde.

Nach Agassiz (1857, S. 261) finden sich die prächtigen Farben der Schildkröten hauptsächlich in der Malpighischen Schicht der Epidermis eingeschlossen, die er geradezu als Erzeuger des Pigments bezeichnet, und zwar kommt das Pigment zwischen und unter („between and beneath“) ihren Zellen in zweierlei Form vor, als schwarze oder schwarzbraune Pigmentzellen mit bräunlichen Pigmentgranula im Zelleib und ferner als gefärbte, ölige Flüssigkeit, die meist das ganze Stratum Malpighii durchtränkt und nicht in regelrechten („regular“) Zellen, sondern in Lakunen oder in kontinuierlicher Lage auftritt. In dieser zweiten Form erscheinen die ver-

schiedensten Farben wie Gelb, Rot, Braun und gewisse schwarze Farbtöne. Das sehr verschiedene Farbenspiel beruht auf der Kombination dieser freien, flüssigen Farben durch ihr Übereinanderlagern und ihre Trennung durch Zellen der Malpighischen Schicht. Gewöhnlich finden sich neben dieser Flüssigkeit die erst genannten schwarzen Pigmentzellen, deren mehr oder weniger strahlige, plumpe oder schlanke Form auch noch verschiedenartigen Eindruck hervorbringt. Unter dem Mikroskop betrachtet, erscheint die freie flüssige Farbe gelblich, wenn ihr Effekt gelb, rötlich, wenn die Wirkung rot ist. Setzt man Wasser zu der vom lebenden Tier genommenen Flüssigkeit, so bildet sie grössere oder kleinere Tropfen, deren Ölcharakter durch den eigenartigen schwärzlichen Rand augenscheinlich wird. Agassiz empfiehlt zum Studium dieser Farben bei Schildkröten die roten und gelben Ringe auf den Marginalplatten von *Chrysemys picta* und *Ch. marginata*. Die schöne blaugrüne Färbung des Rückenschildes der letzten Art kommt durch ein Netzwerk von schwarzem Pigment zustande, das über einer homogenen Lage von gelbem Öl liegt.

Wohl unzweifelhaft geht aus Agassiz' Bericht hervor, dass die flüssigen Farben Lipochrome sind; sehr erstaunlich und einer Nachprüfung dringend bedürftig ist seine Angabe von der intraepithelialen und extrazellulären Lage des Pigmentes, ferner der Umstand, dass diese Flüssigkeit nicht nur gelbe und rote, sondern auch schwärzliche Farben zeigt. —

Über die chemische Natur des gelben Pigments der Laceriden, dessen Alkohol- und Ätherlöslichkeit schon Leydig und Pouchet (s. o.) bekannt war, verdanken wir Krukenberg (1882, S. 50 f.) einige Mitteilungen. Der Farbstoff, den er *Lacertofulvin* nennt und bei *Lacerta muralis*, *L. agilis* und einer sehr grossen, nicht näher bestimmten blaukehligen Spezies untersuchte, findet sich sowohl in grünen als gelben Hautstellen und lässt sich durch Schütteln mit kaltem Alkohol so leicht der Haut entziehen, dass man nach wenigen Minuten eine Farbstofflösung erhält, an der sich eine spektroskopische Prüfung erfolgreich ausführen lässt; Erwärmen beschleunigt das Ausziehen nicht, doch sind nach Vorbehandlung der Haut mit Alkohol Chloroform oder Äther mit Vorteil als Extraktionsmittel anwendbar. Beim spektroskopischen Vergleich einer alkoholischen *Lacertofulvinlösung* mit einer alkoholischen Lösung des *Lipochrins*, des gelben Pigments der Amphibien, erschienen die Absorptionsbänder der ersten Flüssigkeit um etwa 5 Teilstriche der benutzten Skala dem violetten Ende des Spektrums mehr genähert als die der *Lipochrinlösung*. Befanden sich die Farbstoffe in Chloroform gelöst, so glich der Unterschied sich etwas aus und unmerklich wurde er, wenn Schwefelkohlenstoff die Farbstoffe in Lösung enthielt. Trotz dieser letzten Übereinstimmung, und obwohl Krukenberg auf die Möglichkeit hinweist, die genannten Abweichungen der Spektren auf die Gegenwart eines Körpers zurückzuführen, mit dem der Farbstoff verbunden ist und verbunden bleibt, wenn er in Alkohol, nicht aber, wenn er in Schwefelkohlenstoff gelöst ist, glaubt er doch, dass *Lacertofulvin* von *Lipochrin* verschieden sei, auch weil das *Lipochrin* aus der Froschhaut durch warmen Alkohol rascher als durch kalten ausgezogen wird, was für das *Lacertofulvin* nicht zutrifft. Da nach Krukenbergs Angaben das *Lacertofulvin* (für

diese Versuche aus der Haut der grossen Eidechsenart mit blauer Kehle dargestellt) mit Jodjodkaliumlösung sich grünblau und mit Schwefel- und Salpetersäure blaugrün bis dunkelblau färbt, also sich ebenso verhält wie das Lipochrin, auch in dem Grade der Lichtempfindlichkeit eine alkoholische Lacertofulvinlösung der des Lipochrins gleicht, so findet Fuchs (1914, S. 1600) keinen Grund, das Lacertofulvin als besonderen chemischen Farbstoff von den Amphibienlipochrinen zu trennen, zumal auch bei diesen die Spektra nicht vollständig übereinstimmen, eine Anschauung, der man wohl unbedenklich beitreten kann. Nach Fuchs handelt es sich bei all diesen Farbstoffen um verschiedene, nahe verwandte Luteine oder um eine Mischung derselben.

In der Haut der Schlangen soll nach Krukenberg (1886, S. 149) Lipochrom nur in Spuren vorkommen; doch gewann er (1882, S. 50) durch längeres Digerieren oder Auskochen zerschnittener Hautstücke von *Tropidonotus natrix*, *Elaphis quadrilineatus* Bonaparte, *Callopeltis quadrilineatus* Pallas und einer brasilianischen Pythonart mit Alkohol gelbe Farbstofflösungen, die sich durch eigentümlich grüne Fluoreszenz auszeichneten, beim Verdampfen zur Trockene einen gelben fettartigen Farbkörper zurückliessen, der sich auch in Äther und Chloroform mit gelber Farbe und ausgesprochen grüner Fluoreszenz löste. Leichter als mit Chloroform gelang die Lösung des Pigmentes mit Schwefelkohlenstoff, dem es eine dunkelgelbe, grün fluoreszierende Färbung erteilte. Da sämtliche gelben Pigmente aus den Schlangenhäuten in Alkohol, Äther, Chloroform oder Schwefelkohlenstoff gelöst, bei spektroskopischer Untersuchung frei von deutlichen Absorptionsbändern erschienen und der Farbstoff mit konzentrierter Schwefelsäure nicht blau oder grün, sondern stets bräunlich wurde, durch Wasserstoffsuperoxyd nicht zu bleichen war, mit Salpetersäure einen gelbgrünen Farbenton annahm, kann es sich nicht um Lipochrin handeln. Über die histologische Lokalisation dieses gelben Schlangenfarbstoffes ist nichts bekannt. Krukenberg (1882, S. 52) konnte den gleichen Farbstoff in den Muskeln und im Bindegewebe von abgehäuteten und ausgeweideten Nattern (*Tropidonotus natrix* und *Elaphis quadrilineatus*) nachweisen und schliesst daraus, dass das gelbe Pigment in der Haut nichts anderes ist, als der Fettfarbstoff, welcher in den verschiedenartigsten Organen des Schlangenleibes in mehr oder weniger grosser Menge angetroffen wird. Damit ist, wie Fuchs (1914, S. 1601) bemerkt, keine chemische Definition des Farbstoffes gegeben.

b) Untersuchungsmethode am überlebenden Objekt.

Aus der Literaturübersicht dürfte wohl zur Genüge hervorgegangen sein, dass es für eine genauere Untersuchung der Lipophoren zunächst darauf ankommt, ein Objekt ausfindig zu machen, das möglichst ohne schädigende Einwirkung der Präparation und ohne Anwendung von Reagentien die Beobachtung unter starken Vergrösserungen gestattet. Ein solches ist der frei vorstehende Hinterrand der dachziegelig sich deckenden

Bauchschilder unserer einheimischen Lacertiden *Lacerta muralis*, *L. agilis*, *L. vivipara*. Er besteht aus zwei dünnen und durchsichtigen, oberflächlich verhornten Epithelblättern, einem oberen (äusseren) und unteren, die in der freien Kante ineinander übergehen und eine sehr dünne Bindegewebslage umschliessen, die ausser Blutgefässen und Nerven die Chromatophoren enthält. Die Gunst dieses Objektes gerade für die Untersuchung der Lipophoren wird noch dadurch erhöht, dass die Melanophoren, welche bei dichter Lagerung die Durchsichtigkeit herabsetzen oder gar aufheben, nach der freien Kante hin immer spärlicher werden und schliesslich ganz verschwinden, so dass zu äusserst eine schmale Zone besteht, die nur von Guanophoren und Lipophoren erfüllt ist. Biegt man das lebende Tier so, dass die Bauchseite konvex vorgewölbt ist, so lässt sich mit einer feinen gekrümmten Schere der 0,5—1 mm breite freie Hinterrand der Bauchschilder leicht abschneiden, eine Operation, die man ohne Schädigung des Tieres an zahlreichen Schuppen vornehmen kann. Bringt man ihn dann in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung auf den Objektträger und zwar so, dass die obere Epithellamelle dem Deckglas zugekehrt ist, die Lipophoren also unmittelbar unter der Epidermis, nicht verdeckt von den Guanophoren, der Untersuchung zugänglich sind (vgl. S. 181), und umzieht man das Deckglas mit einem Paraffinrahmen, so gewinnt man Präparate, die sich bequem mit Immersionssystemen untersuchen lassen und bis zu mehreren Stunden keine Veränderungen zeigen. Die schädigende Wirkung, die selbst der physiologischen Kochsalzlösung auf die überlebenden Gewebe zukommt, macht sich sehr langsam geltend, nicht nur weil der Paraffinrahmen ihre Verdunstung und damit Konzentrationserhöhung verhütet, sondern auch, weil das Objekt, grösstenteils von Hornlamellen umschlossen, nur an der schmalen Schnittstelle der Lösung Zutritt zum lebenden Gewebe gestattet und somit an die zur Untersuchung günstigste Stelle, die oben erwähnte schmale Aussenzone, erst zuletzt gelangt. Demnach leisten derartige Präparate die sichere Gewähr, dass bei nicht zu lange ausgedehnter Beobachtungszeit — alle Abbildungen nach dem überlebenden Objekt wurden unmittelbar nach seiner Zurichtung in Angriff genommen — die im Leben vorhandenen Verhältnisse zur Anschauung kommen. Die höckerartigen Rückenschuppen unserer Ei-

dehnen sind für feinere Untersuchung der Lipophoren unbrauchbar. Trägt man einzelne derselben mit einem Scherchen ab und beobachtet sie, wie oben angegeben, in Kochsalzlösung, so lässt sich immerhin die Gegenwart der Lipophoren, vor allem am Rand der Hautstückchen, feststellen; indessen sind die Höcker durch den Gehalt an Melanophoren zu undurchsichtig, um Einzelheiten erkennen zu lassen. — Über die Untersuchung der Lipophoren an osmierten Schnittpräparaten werde ich später berichten (s. S. 184).

c) Vorkommen und Verbreitung bei den Lacertiden.

Zunächst seien einige Angaben über das Vorkommen der Lipophoren bei den drei von mir untersuchten Eidechsenarten gegeben. Am wenigsten geeignet für ihre Untersuchung am lebenden Objekt fand ich *Lacerta muralis*. Bei einigen Tieren, deren Bauchschuppen ich prüfte, zeigten sich nur spärliche Lipophoren in der schmalen Randzone; auch mehr zur Schuppenwurzel hin bilden sie keine auch nur einigermaßen geschlossene Lage. Reichlich dagegen sind Lipophoren in den grünen Teilen der Rückenhaut vorhanden und erscheinen dicht gelagert, als gut wahrnehmbare Schicht unmittelbar unter der (kollagenen Grenzlamelle) der Epidermis; Einzelheiten lassen sich aber hier am Totalpräparat nur schwer feststellen. Dagegen erwies sich dieses Objekt für die Untersuchung an Schnitten bei weitem brauchbarer. Eine besondere Prüfung der vor allem beim Männchen gut entwickelten blauen Flecken an den Körperseiten ergab, wie voraussehen, äusserst spärliches Vorkommen oder vollkommenes Fehlen der Lipophoren; beruht doch die blaue Farbe auf der alleinigen Wirkung von Guanophoren über dem dunklen Hintergrund der Melanophoren. Zu diesem Befund bei *Lacerta muralis* ist allerdings zu bemerken, dass die vom Händler bezogenen Tiere wahrscheinlich schon einige Zeit in Gefangenschaft gehalten und nicht im besten Ernährungszustand waren, der auf die Entwicklung des Farbenkleides wohl von Einfluss ist. Denn, wenn Leydig (1872, S. 226) bemerkt, dass der Bauch beim Männchen häufig sattere Färbungen zeigt, vom Zitronengelben ins Rotgelbe, so kann das doch wohl nur auf reichlicheres Vorkommen von Lipophoren zurückgeführt werden.

Viel günstiger für die Betrachtung der Lipophoren am Totalpräparat sind *Lacerta agilis* und *L. vivipara*. Von

Lacerta agilis untersuchte ich vornehmlich ein kräftiges, trächtiges Weibchen frisch nach dem Fang; sein Bauch besass intensive Schwefelfarbe; das Integument erwies sich überreich an Lipophoren. Auch der Rückenseite des Weibchens und junger Tiere fehlten die Lipophoren nicht; doch sind sie hier viel spärlicher, entsprechend dem graubraunen Kolorit. Beim Männchen, das ich leider nicht untersuchen konnte, dürften sie der Färbung des Rückens gemäss dort reichlicher sein. Am meisten studierte ich die Lipophoren bei *Lacerta vivipara*. Auch hier bot vor allem ein Weibchen das Material dar, dessen Bauchseite safrangelb erschien. Gegenüber *Lacerta agilis* bietet *L. vivipara* den Vorteil, dass die unten zu schildernden Lacertofulvinkristalle in ihren Zellen viel häufiger auftreten und daher bequemer zu untersuchen sind. Aus diesem Grunde beziehen sich alle Abbildungen mit einer einzigen Ausnahme auf letztgenannte Form. Indessen betone ich schon hier, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen den Lipophoren von *Lacerta agilis*, *L. vivipara* und auch wohl *L. muralis* nicht besteht; obwohl es mir nicht gelungen ist, bei der Mauereidechse Lacertofulvinkristalle in den Lipophoren aufzufinden, glaube ich doch, dass sie hier ebenfalls vorkommen und bei günstigerem Material sich bemerkbar machen werden. Schliesslich sei noch erwähnt, dass ich bei *Lacerta vivipara* Lipophoren in der Rückenhaut nicht gesehen habe.

Zusammenfassend lässt sich daher über die Verbreitung der Lipophoren bei den drei hier untersuchten Lacertiden sagen, dass sie sowohl in der Rücken- wie in der Bauchhaut vorkommen (ausgenommen bei *Lacerta vivipara* die Rückenhaut), dass sie aber im allgemeinen in der Bauchhaut stärkere Entwicklung erreichen. Wo gelbe, safrangelbe oder grüne Färbung vorhanden ist, da sind auch Lipophoren zu erwarten.

d) Bau der Lipophoren.

Untersucht man im überlebenden Zustand den freien Hinterrand der Bauchschuppen von *Lacerta vivipara* oder *agilis* in der vorhin (S. 178) angegebenen Weise, so bietet sich unter dem Mikroskop ein überraschend farbenprächtiges Bild dar (Fig. 31, Taf. VII): Gruppen braunschwarzer Melanophoren und bläulich oder grünlich schimmernde Guanophoren heben sich von einem satt gelb gefärbten Untergrund ab; hier und da sind in

ihm Ansammlungen kleiner rötlicher Gebilde kenntlich, welche die Mannigfaltigkeit der Farben noch steigern. Der gelbe Untergrund besteht aus einer Anhäufung von Lipophoren. Bei schwächeren Vergrößerungen lässt er nicht viel Einzelheiten unterscheiden. Man beobachtet nur, dass er sich nach dem freien Schuppenrand hin allmählich auflichtet und hier in eine Menge unregelmässig verästelter, schwer voneinander abgrenzbarer Massen zerfällt.

Auch bei stärkeren Vergrößerungen hält es an den intensiv gelb gefärbten Stellen schwer, die einzelnen Lipophoren auseinander zu halten; man gewahrt vielmehr (Fig. 32, Taf. VII) sehr verschieden geformte, grössere und kleinere Brocken einer gelben körnigen Masse, die bei Veränderung der Einstellung hier und da Zusammenhänge erkennen lassen, ohne dass es gelingt, eine einzelne Zelle sicher von den benachbarten zu trennen. Leicht aber vergewissert man sich an solchen Stellen, dass die Lipophoren unmittelbar unter der Epidermis und über den Guanophoren gelegen sind. In Fig. 32, Taf. VII ist ein kleiner Bezirk dicht beieinander liegender Lipophoren wiedergegeben, wie er bei hoher Einstellung erscheint. Von den unter ihm befindlichen Guanophoren ist nur eine einzige dargestellt (rechts unten) bei tieferer Einstellung; die über ihr lagernden Lipophoren sind grösstenteils nicht abgebildet. Vergleicht man die Farbe von Guanophoren, die nicht von Lipophoren bedeckt werden, mit solchen, die eine Lipophorenschicht über sich haben, so überzeugt man sich, dass die bei schwächeren Vergrößerungen intensiv grün erscheinenden Guanophoren ihren Farbenton der Überschichtung mit Lipophoren verdanken. Das Gesamtbild ist bei *Lacerta vivipara* und *L. agilis* ziemlich gleichartig; nur erscheinen die gelben Massen bei der erstgenannten Art mehr in orangefarbigem Ton, auch sind bei ihr die Gruppen roter Körperchen häufiger.

Um die Lipophoren einzeln zu erkennen, muss man sich möglichst in der Nähe des freien Schuppenrandes halten; hier schwinden die Melanophoren, während Guanophoren und Lipophoren, vielfach ohne sich zu überdecken, immer spärlicher werden und schliesslich vereinzelt auftreten. An solchen Stellen bieten sich die Lipophoren als platte, verästelte Zellen von sehr verschiedener Form und etwas wechselnder Grösse dar (Fig. 33—35,

auch 38—39, Taf. VII). Im allgemeinen ist der eigentliche Zelleib gegenüber der Gesamtheit der Ausläufer klein. Die Fortsätze gehen meist nach allen Richtungen vom Zellkörper aus, sind mässig, aber regellos verästelt und durch wechselnde Krümmung und Breite ausgezeichnet. Öfter kann man feststellen, dass die Ausläufer überwiegend nach bestimmten Richtungen ziehen (Fig. 37, Taf. VII), dabei auch wohl nur einseitig (Fig. 33, Taf. VII) ausgebildet sind, Eigentümlichkeiten, die sich aus einer Anpassung der Zellform ans umhüllende Bindegewebe ergeben. Diese Erklärung dürfte gleichfalls für den unvermittelten Wechsel der Breite der Ausläufer gelten, die starke Einschnürungen (Fig. 35, 39, Taf. VII), oft auch kolbig angeschwollene Enden zeigen (Fig. 33, Taf. VII). Nur selten sind die Ausläufer kurz und lappig, sodass sie gegenüber dem alsdann massigeren, zentralen Zellteil zurücktreten (Fig. 36, Taf. VII). Während bei den in der Nähe des freien Schuppenrandes gelegenen Zellen die Ausläufer annähernd in derselben Ebene liegen und nur selten übereinander hinwegverlaufen (Fig. 33, Taf. VII), verhält es sich dort, wo die Lipophoren eine mehr geschlossene Schicht bilden, wohl anders. Dass hier die einzelnen Elemente so schwer auseinander zu halten sind, liegt daran, dass sie nicht so platt sind, sondern sich mehr in die Tiefe der Haut erstrecken und dabei ihre Fortsätze durcheinander schieben. Doch geht aus Schnitten hervor (siehe unten), dass selbst an solchen Stellen die Guanophoren immer nur eine im Vergleich zu den übrigen Chromatophorenschichten sehr dünne Lage bilden.

Dass die geschilderten, verästelten Elemente wirklich Zellen sind, zeigt der von ihnen umschlossene Kern, der im zentralen Zellteil gelegen, ziemlich gross und meist in der Aufsicht von ovalem Umriss ist. Manchmal ist seine Anwesenheit schon an einer entsprechend geformten Auflichtung des gleich zu besprechenden körnigen Zellinhaltes zu erkennen (Fig. 33, 35, 38, 40, Taf. VII); doch lässt er sich am überlebenden Material auch leicht mit Methylenblau oder Methylgrün nachweisen und genauer am Schnittpräparat untersuchen (siehe unten). Irgend welche Andeutungen im Bau der Lipophoren, die auf Vorhandensein von Sphäre oder Zentriol in diesen Zellen einen Schluss erlaubten, konnte ich nicht feststellen.

Das Plasma der Lipophoren ist äusserst schwer zu erkennen: meist nimmt man eigentlich gar nichts davon wahr, und die Aus-

dehnung der Zellen gibt sich nur durch ihre charakteristisch geformten und gefärbten Einschlüsse zu erkennen, denen wir nunmehr unsere Aufmerksamkeit zuwenden. Alle Lipophoren enthalten in ihrem Zytoplasma kugelige Tröpfchen einer fettartigen Substanz. Dass diese Einschlüsse flüssig sind, allerdings von der Konsistenz eines dickflüssigen Öls, geht aus ihrem Verhalten bei Schädigungen der Zelle mit Sicherheit hervor: bei stärkerem Pressen oder bei Zusatz von Alkohol oder Schwefelsäure fließen die kleinen Tröpfchen zu grösseren und schliesslich zu ansehnlichen Tropfen zusammen. Eine solche Verschmelzung der Tröpfchen tritt auch ein, wenn man die Präparate längere Zeit (1 Tag) sich selbst überlässt, und ist dann augenscheinlich auf eine Veränderung der zwischen den Tropfen befindlichen Masse, auf das Absterben des Protoplasmas, zurückzuführen. Während die Bildung der grösseren Tröpfchen beim Absterben anfangs im Zellleib selbst erfolgt, treten sie später aus den Zellen aus, und aus dem Verhalten solcher grösserer Tropfen muss geschlossen werden, dass die Flüssigkeit, aus der sie bestehen, ziemlich zäh ist: denn Formveränderungen, die den kugeligen Tropfen durch Druck aufgezwungen werden, gehen ziemlich langsam zur Kugelgestalt zurück. Trotzdem aber die Flüssigkeitsnatur der beschriebenen Einschlüsse über allem Zweifel steht, glaube ich sie mit demselben Recht als Granula bezeichnen zu dürfen, wie die charakteristischen Einschlüsse mancher Drüsenzellen, die kurz vor ihrem Ausstossen aus der Zelle mehr oder minder flüssigen Charakter besitzen; daher werde ich im folgenden der Kürze und eines prägnanten Ausdrucks wegen die Tröpfchen als Lipophorengranula bezeichnen.

Die Grösse der Lipophorengranula ist meist sehr gering und gewöhnlich (Fig. 33 und 34, Taf. VII) sind die Zellen mit einer Unmenge ziemlich gleichmässig grosser, winziger Granula erfüllt. Doch begegnet man nicht selten Lipophoren, die einige oder auch zahlreiche grössere, bis zu mehreren Mikren messende Tröpfchen neben den kleineren enthalten (Fig. 35 und 36, Taf. VII). Die grösseren Lipophorengranula weichen oft merklich von der Kugelform ab. Da wir bei der leichten Verletzbarkeit der Zellen durch Druck keine Veranlassung haben, ihrem Plasma besondere Konsistenz und damit die Bestimmung der Form der grösseren Granula zuzusprechen, muss auch das als Hinweis auf

die Zähflüssigkeit der Tropfen gelten. Es liegt nun nahe, anzunehmen, dass die grösseren Lipophorengranula durch Verschmelzen mehrerer kleiner entstanden sind; doch besteht hier keineswegs ein Kunstprodukt, denn die grösseren Granula lassen sich unmittelbar nach der Herstellung der Präparate beobachten und treten zum mindesten in beträchtlicherem Ausmass immer nur an wenigen Zellen hervor, während in der Mehrzahl der Zellen nur kleinste Granula vorhanden sind. Es schien mir, als wenn die grösseren Granula in den isoliert liegenden Zellen häufiger sind als in den dicht gelagerten, und wenn diese Feststellung richtig ist, dann findet sie wohl ihre Erklärung darin, dass in den isoliert liegenden, sehr stark abgeplatteten Zellen bei reichlicher Entwicklung der Granula eher Gelegenheit zum Zusammenfliessen gegeben ist als in den Zellen, die bei stärkerer Zunahme der Granula mehr Raum zur Entfaltung haben. Die Menge der Granula ist gewöhnlich so gross, dass sie in mehrfacher Schicht dicht übereinander liegen, selbst bei ziemlich platten Zellen; doch kann man bisweilen auch die Granula deutlich einzeln unterscheiden, indem sie durch grössere Zwischenräume getrennt werden (Fig. 34, 36, 39, 40, Taf. VII). Im allgemeinen erscheinen die Lipophorengranula gleichmässig im Zellenraum verteilt; jedenfalls fehlen auffallende Anhäufungen an bestimmten Stellen. Wenn die Mitte der Zelle häufig arm oder gar frei von Granula bleibt, so ist das auf die Gegenwart des Kerns zurückzuführen.

Dass die Granula aus einer fettartigen Substanz bestehen, geht abgesehen von ihrer Unfähigkeit, sich mit Wasser zu mischen und ihrer Löslichkeit in fettlösenden Flüssigkeiten (siehe unten) aus ihrer Lichtbrechung hervor, die stärker ist als die des umgebenden Plasmas: bei hoher Einstellung erscheinen sie hell, bei tiefer dunkel.

Die Fettnatur der Lipophorengranula veranlasste mich, zu versuchen, diese Gebilde durch Osmierung auch am Schnittpräparat zur Darstellung zu bringen. Zu diesem Zweck behandelte ich Hautstückchen der drei Eidechsenarten mit starkem Flemmingschen Gemisch (Chromosmiumessigsäure) 24 Stunden lang und stellte nach dem üblichen Auswässern des fixierten Materials und Einbetten in Paraffin dickere Querschnitte her, die als ungefärbte Balsampräparate zur Beobachtung kamen,

und dünnere, die mit Eisenhämatoxylin und Eosin gefärbt wurden. Totalpräparate osmierter Bauchschuppenränder sind zu dunkel, um Einzelheiten erkennen zu lassen; um aber die Lipophoren auch in osmiertem Zustand in Flächenansicht betrachten zu können, fertigte ich ausserdem einige Flachschnitte von den in Flemmings Gemisch fixierten Hautstücken an.

Unter schwächeren Vergrösserungen gewahrt man an den ungefärbten Querschnitten dort in der Haut, wo Lipophoren vorkommen, z. B. in der Bauchhaut von *Lacerta agilis*, eine dünne, etwas rauh begrenzte Zone (L, Fig. 51, Taf. VIII); sie liegt unmittelbar unter dem Epithel und oberhalb der Guanophoren, so dass die Schnitte die aus der Flächenansicht gewonnene Anschauung über die Lage der Lipophoren bestätigen (vgl. S. 181). Bei *Lacerta muralis* sieht man öfter, wie die Lipophorenschicht (L), die sich in der Regel über die ganze Oberseite der Schuppen erstreckt, aber anscheinend niemals auf ihre Unterseite übergeht, innerhalb einer Schuppe abbricht und durch Allophoren (A) fortgesetzt wird (vgl. S. 119, Fig. 47, Taf. VIII). Bei stärkeren Vergrösserungen (Fig. 52, Taf. VIII) erweist sich die dünne schwarze Zone (L) unter dem Epithel aus zahlreichen, gruppenweise dicht gelagerten, grünlich schwarzen Körnchen von verschiedener Grösse zusammengesetzt, die nichts anderes sind als die Lipophorengranula. Denn abgesehen von ihrer Lage und von ihrem Fehlen in nicht osmierten Präparaten zeigen sie genau denselben Farbton wie der Inhalt grosser subkutaner Fettzellen im gleichen Schnitt, über dessen Deutung kein Zweifel herrschen kann. Die Grösse der Lipophorengranula im osmierten Präparat ist durchschnittlich bedeutender als an den überlebenden Zellen, so dass die Wahrscheinlichkeit nahe liegt, dass die Fixierung mit Chromosmiumessigsäure ein Zusammenfliessen der Fettröpfchen nicht ganz zu hindern vermag. An solchen dickeren Schnitten stellt man ferner gelegentlich fest, dass vereinzelte Körnchenhaufen auch zwischen den Guanophoren (G) auftreten und somit einzelne Lipophoren in die Guanophorenlage eindringen müssen.

Hier und dort erscheinen in den Körnchenhaufen rundliche helle Lücken, die sich gemäss dem Vergleich mit gefärbten Schnittpräparaten als die Stellen der Kerne ergeben. Besonders schöne Bilder boten die Schnitte durch die Rückenhaut von *Lacerta muralis*, weil die Lipophorenschicht eine bedeutendere

Dicke erreicht (Fig. 53, Taf. VIII). Dicht umlagert von den Granula tauchen in den Zellen (L) mächtige, rundliche oder längliche Kerne auf, die einen zentral gelegenen Nukleolus und ein chromatisches Gerüstwerk mit membranartiger Begrenzung nach aussen umschliessen. Diese Lipophoren lassen aus der Form der Körnchenansammlungen auch am Schnitt die verästelte Beschaffenheit der Zellen erraten, indem von dem massigeren, den Kern enthaltenden, tiefer gelagerten Zellteil zur Epidermis hin Ausläufer entspringen (vgl. S. 182). Bei (der Bauchseite von) *Lacerta vivipara* (Fig. 55, Taf. VIII) sind die Lipophoren (L) viel weniger kräftig ausgebildet und die Granula auffallend klein. *Lacerta agilis* (Bauchseite, Fig. 54, Taf. VIII) nimmt eine Mittelstellung ein.

Vom Protoplasma der Lipophoren ist auch an den Schnitten nichts gewisses zu erkennen; Sphären oder Zentriole konnte ich in diesen Zellen nicht auffinden. Manchmal erscheinen die Lipophoren nach aussen hin durch eine zarte membranartige Linie abgegrenzt (Fig. 53, Taf. VIII); da aber an den überlebenden Zellen nichts von einer Membran zu sehen war, nehme ich an, dass eine durch die Fixierung bedingte Verdichtung oder Schrumpfung der Zytoplasmaoberfläche vorliegt.

e) Farbstoff.

Die Lipophorenganula sind die Träger des Farbstoffes. Zwar erscheinen sie in dünner Schicht ausgebreitet (Fig. 34, 37, 38, Taf. VII), fast oder ganz ungefärbt, sofern sie klein sind. Aber sobald sie in mehrfacher Schicht übereinander liegen (Fig. 32, 33, 35, Taf. VII) oder grösser werden (Fig. 36, Taf. VII), erkennt man, dass sie gelb gefärbt sind, und die scheinbare Farblosigkeit bei vereinzelt liegenden kleinen Granula nur eine Folge ihrer geringen Masse ist. Das Plasma der Zellen ist farblos; wenn es oft einen gelben Schimmer besitzt, so wird er durch darüber oder darunter gelegene, nicht in der Einstellungsebene befindliche Granula hervorgerufen. Wäre das Plasma selbst gefärbt, so müsste dort, wo die Granula spärlich sind, seine Farbe um so deutlicher hervortreten; das ist aber keineswegs der Fall, vielmehr steigert sich die Intensität der Farbe mit der zunehmenden Anhäufung oder Grösse der Granula.

Bei *Lacerta agilis* erscheint der Farbenton der Lipophoren, dort wo die Granula in dickerer Schicht übereinander

liegen, kräftig chromgelb, bei *Lacerta vivipara* unter gleichen Bedingungen mehr nach Orange hin. Diese Beobachtung könnte zunächst veranlassen, bei den beiden Formen zwei verschiedene Farbstoffe oder wenigstens Modifikationen eines und desselben Farbstoffes anzunehmen. Doch handelt es sich, wie aus den folgenden Befunden (siehe S. 188 f) hervorgeht, nur um verschiedene Konzentrationen des Farbstoffes, der in der Fettmasse der Granula gelöst ist. Abgesehen von der Konzentration hängt der Ton der Farbe von der Dicke der Schicht ab, in der sie vorliegt. Je grösser nämlich die Granula sind, um so mehr neigt in der Regel ihre Farbe nach Orange hin und grössere Fettropfen (Fig. 32, 43, 44, Taf. VII) erscheinen fast rein rot. Dieses Verhalten könnte ja allerdings einzig eine Folge verschiedener Konzentration der fettigen Farblösung sein; aber dass eine Erhöhung der Schichtdicke ebenso wirkt wie eine Verstärkung der Konzentration, geht daraus hervor, dass man regelmässig die Farbe von gelb nach orange steigen sieht, wenn mehrere gelbe Fettropfen zusammenfliessen. Besonders auffallend wird dieses Verhalten, wenn man durch Zusatz von Reagentien massenhaft die Granula zum Austritt aus den Zellen und zum Verschmelzen bringt. Der Farbton der schliesslich entstehenden grossen Tropfen ist immer deutlich orangefarbig, wenn auch die unverletzten Lipophoren rein gelb erscheinen.

Dass der Farbstoff der Lipophoren das von Krukenberg ermittelte *Lacertofulvin* ist (vgl. S. 176), zeigt die Übereinstimmung seines Löslichkeitsverhaltens und seiner Reaktionen mit den von jenem Autor gegebenen Daten. Ich fand den Farbstoff in Alkohol, Äther, Xylol, Benzol und Toluol löslich. Entsprechend der Angabe Krukenbergs schien auch mir Erwärmung des Alkohols die Lösung nur wenig zu beschleunigen. Da Äther, Xylol, Benzol und Toluol ins wasserhaltige Gewebe schlecht eindringen, lassen sie sich mit Vorteil nur als Zusatz zum Alkohol, besser noch nach kurzer Vorbehandlung des Objektes mit Alkohol verwenden. Alsdann kann man leicht feststellen, dass ihre Gegenwart der Lösung des Farbstoffes sehr zugute kommt. Am geeignetsten zum Ausziehen des Farbstoffes erschien mir ein Gemenge von absolutem Alkohol und Äther. Bei allen drei untersuchten Eidechsenarten beobachtete ich unter dem Mikroskop die Blaufärbung der Lipophorenfettropfen

bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure. Da die Schwefelsäure die (in Kochsalzlösung unter dem Deckglas befindlichen) Schuppenränder durch Einwirkung auf das Horn der Epidermis und Bindegewebe der Kutis stark verändert, ist es nicht möglich, die Reaktion an den Granula innerhalb der Zellen zu konstatieren; vielmehr treten bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure die Tröpfchen sofort aus den Zellen aus und gelangen schliesslich in die umgebende Flüssigkeit. Dort werden sie unter der Wirkung der Schwefelsäure zunächst grünlich, dann prächtig blau. Dabei treten in ihrem Innern bräunliche, später ebenfalls blau werdende winzige Körnchen auf. Grün- oder Blaufärbung der Tropfen durch Zusatz von Salpetersäure konnte ich nicht erzielen; doch mag daran vielleicht zu geringe Konzentration der Säure schuld gewesen sein. Dagegen glückte mir (bei *Lacerta agilis*) die grün-blaue Verfärbung der Tropfen durch Jodjodkalilösung. Da nun in der Haut kein anderer gelber Farbstoff enthalten ist, der die beschriebenen Lipochromreaktionen ergibt, so ist damit der Nachweis erbracht, dass der von Krukenberg im alkoholischen usw. Auszug der Haut makrochemisch gekennzeichnete Farbstoff in den Lipophoren lokalisiert ist. Wir können deshalb den Lipophorenfarbstoff als *Lacertofulvin* bzw. *Lipochrin* bezeichnen (vgl. S. 177).

f) *Lacertofulvinkristalle*.

Mit Absicht habe ich bis jetzt gewisse, von den Granula verschiedene Einschlüsse des Lipophorenplasmas noch nicht genauer beschrieben. Es handelt sich um die Ansammlungen kleiner rötlicher Gebilde, deren ich kurz bei der Schilderung des Eindrucks gedachte, den der lebendfrische Hinterrand einer Bauchschuppe unter schwächerer Vergrösserung darbietet (siehe S. 181), und andere ihnen verwandte Bildungen.

In zahlreichen Lipophoren gewahrt man bei aufmerksamer Betrachtung unter starker Vergrösserung eine geringere oder grössere Anzahl von kleinen, geraden, gewöhnlich ziemlich dünnen, überall gleichbreiten Stäbchen, die durch eine kräftig orangerote, manchmal fast rein rote Farbe ausgezeichnet sind (Taf. VII, Fig. 37–40). Sie kommen sowohl im Plasma des zentralen Zellteiles als auch in den Ausläufern vor; dort lagern sie meist tangential zum Kern (Taf. VII, Fig. 38), hier fällt ihre

Längsrichtung in der Regel mit der Verlaufsrichtung des Zellfortsatzes zusammen. Nicht selten treten sie zu mehreren dicht beieinander auf und zeigen dann die Neigung, sich parallel zu ordnen. Von Struktur ist an den schmäleren nichts zu erkennen; die breiteren dagegen lassen oft eine Art paralleler Längsstreifung erkennen, vielleicht der Ausdruck einer Zusammensetzung aus einzelnen Nadeln. Auch glaubte ich an breiten Stäbchen oft eine Abschrägung der Enden zu sehen. Ganz besonders breite, plättchenartige Stäbchen (Taf. VII, Fig. 38 und 41) zeigen regelmässig die Längsstreifung und Abschrägung ihrer Enden, wobei allerdings die Enden sägeartig eingeschnitten erscheinen, was wohl ebenfalls auf einen zusammengesetzten Bau der grösseren Gebilde hindeutet. Wenn die Längsachse der Stäbchen mit der optischen Achse des Mikroskops zusammenfällt, müssen sie unter dem Bild von Punkten auftreten (Taf. VII, Fig. 40), sofern ihre Breite nicht beträchtlich ist. Die längsten Stäbchen messen etwa $8\ \mu$.

Schon die Gestalt der Stäbchen macht wahrscheinlich, dass sie Mikrokristalle sind und diese Vermutung fand ihre Bestätigung bei Untersuchung in polarisiertem Licht:¹⁾ die Stäbchen sind doppelbrechend, und zwar erscheinen sie zwischen gekreuzten Nikols und bei Drehung des Objekttisches um 360° abwechselnd viermal hell — wenn ihre Längsachse gekreuzt zu den Polarisations Ebenen liegt —, und viermal dunkel — wenn ihre Längsachse mit ihnen übereinstimmt. Die Auslöschung erfolgt im ganzen Stäbchen gleichmässig. Die dünneren Stäbchen lassen in polarisiertem Licht ihre Eigenfarbe nicht deutlich erkennen, die dickeren dagegen zeigen orangerote Farbe. Die Doppelbrechung der Stäbchen ist so stark, dass die Beobachtung der Stäbchen in polarisiertem Licht das beste Mittel ist, sich schnell über ihre Anwesenheit und Verteilung zu unterrichten, falls man sich im chromatophorenfreien Gebiet hält. Betrachtet man die Stäbchen zwischen gekreuzten Nikols bei eingelegtem Gipsplättchen Rot I. O., so bieten sie Additionsfarben (Blau II. O.) dar, wenn ihre Längsrichtung mit der Richtung grösster Elastizität im Gipsplättchen übereinfällt, Subtraktionsfarben (Gelb I. O.) in dazu senkrechter Lage.

¹⁾ Hinsichtlich der Untersuchungsmethode in polarisiertem Licht vgl. S. 200.

Die Farbe der kristallinen Stäbchen, die mit dem gelb-roten Ton der intensiver gefärbten Fetttropfen nahezu übereinstimmt — sie ist, wenn man die geringe Dimension der Gebilde bedenkt, noch leuchtender und kräftiger — lässt von selbst den Gedanken Raum gewinnen, dass in ihnen das Lipochrin in höchster Konzentration vorliegt, mit anderen Worten, dass die Stäbchen Lacertofulvinkristalle sind. Diese naheliegende Vermutung wurde dadurch zur Gewissheit erhoben, dass sich die kristallinen Stäbchen ebenfalls bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure zunächst bräunlich, dann stark blau färben. Besonders leicht lässt sich diese Beobachtung machen, wenn man zu einem (in physiologischer Kochsalzlösung gelegenen) Bauchschuppenhinterrand reichlich konzentrierte Schwefelsäure zufließen lässt. Horn und Bindegewebe der Schuppen werden dann manchmal so schnell zerstört, dass die Stäbchen aus den Zellen in Freiheit gesetzt werden und in die Flüssigkeit zu liegen kommen, bevor ihre Verfärbung beginnt, die immer eine gewisse, wenn auch kurze Zeit in Anspruch nimmt. Auf solche Weise ist es auch leicht möglich, sich von der Masse der Lipochrinkristalle in einer Schuppe zu überzeugen. Ausser der Blaufärbung durch konzentrierte Schwefelsäure, die meiner Ansicht nach vollkommen hinreicht, unter den obwaltenden Umständen die Identität der Stäbchensubstanz mit dem Lipochrin darzutun, besitzen die Stäbchen das gleiche Lösungsverhalten wie der Lipophorenfarbstoff. Direkt habe ich ihre Auflösung nur in Äther beobachtet; da sie aber im mikroskopischen Dauerpräparat regelmässig wie die Lipophorengranula verschwunden sind, so muss ich schliessen, dass sie auch in Alkohol, Xylol u. dgl. löslich sind. Somit kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die kristallinen Stäbchen reines, kristallisiertes Lacertofulvin darstellen. Das Kristallisationsvermögen des Lipophorenfarbstoffes ist um so bemerkenswerter, als nur wenige Lipochrome in kristallisiertem Zustand bekannt sind, wie das Crustaceorubin und verwandte Farbstoffe bei Krebsen, die „Carotine“ bei gewissen Insekten (vgl. P. Schulze 1913), das Lutein im gelben Körper des Säugerovars (vgl. z. B. im Biochem. Handlexikon, Bd. 6, S. 303f.). Reptilien- und Amphibienlipochrome (Lipochrin) sind bisher nur in amorphem Zustand (und zwar in ihrem natürlichen Vorkommen in Fett gelöst) beobachtet worden. Die Kristalle

des Lipophorenfarbstoffes bieten den Farbstoff rein dar und umschreiben innerhalb der grossen Gruppe der Lipochrome seine chemische Individualität besser durch ihre Form und Farbe als es durch Löslichkeitsverhalten und Absorptionsspektrum des Farbstoffs allein möglich wäre.

Ausser in der Form von Stäbchen, die mit der kristallinen Natur wohl vereinbar ist, tritt das reine Lipochrin noch in anderen Gestalten auf. Gelegentlich beobachtet man in den Lipophoren und öfter scheinbar extrazellulär — über diese extrazelluläre Lage siehe unten — unregelmässig geformte Gebilde, die in ihrer Farbe und, wie sich weiter ergeben wird, auch in optischer und chemischer Hinsicht mit den kristallinen Lipochrinstäbchen wesentlich übereinstimmen. Meist stellen sie (bis $16\ \mu$ lange) fadenartige Gebilde dar (Fig. 42, Taf. VII), die sich nach beiden Enden allmählich verjüngen und spitz auslaufen, dabei nicht gerade, sondern bogig gekrümmt, öfter auch an einem Ende ösenartig oder spiralg eingerollt sind. Auch einseitig verdickte oder zugespitzte, gerade oder gekrümmte Stäbchen kommen vor (Fig. 36, Taf. VII). Sehr charakteristisch sind die nicht selten auftretenden ringförmigen Gebilde (Fig. 42, Taf. VII). Ferner konnte ich etwas unregelmässig geformte kleine oder grössere Körnchen (Fig. 44 a, 45, Taf. VII) von *Lacertofulvin* feststellen. Wenn diese Gebilde ausserhalb der Zellen erscheinen, so treten sie meist nicht vereinzelt auf, sondern in kleineren Gruppen, die sich schon bei schwächeren Vergrösserungen verraten (Fig. 31, Taf. VII); Fig. 42, 43, 45, Taf. VII geben solche Gruppen wieder, in denen meist verschieden geformte Lipochrin-Gebilde beieinander liegen.

Löslichkeitsverhalten und Bläuung bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure teilen diese unregelmässigen Lipochringebilde mit den regelmässig geformten kristallinen Stäbchen in gleicher Weise; auch sind sie doppelbrechend. Doch zeigt ihr Verhalten in polarisiertem Licht einige aus ihrer anderen Form verständliche Abweichungen. Die gekrümmten Stäbchen verhalten sich so wie etwa eine gekrümmte doppelbrechende Sehnenfaser, d. h. sie sind, wenn die Krümmung einigermaßen stark ist, niemals gleichmässig hell zwischen gekreuzten Nikols und löschen auch nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmässig aus. Vielmehr erscheinen nur die Abschnitte eines solchen

gekrümmten Fadens hell, welche annähernd $\pm 45^\circ$ zu den Polarisationssebenen gerichtet sind, und diejenigen dunkel, welche in die Polarisationssebenen hineinfallen. Dadurch ergeben sich bei den ringförmigen Lipochringebilden sehr eigenartige Erscheinungen, die den Ring als einen kreisförmig zusammengebogenen Faden aufzufassen gestatten. Zwischen gekreuzten Nikols zeigt nämlich ein solcher Ring ein dunkles Kreuz, dessen Arme mit den Polarisationssebenen übereinstimmen, weil die Teile des Ringes unsichtbar werden müssen, die der einen oder anderen Polarisationssebene annähernd parallel gehen. Legt man ein Gipsplättchen Rot I. O. ein, so nehmen die Quadranten, welche von der Richtung grösster Elastizität im Gipsplättchen durchschnitten werden, Subtraktionsfarben an — die auf diese Quadranten entfallenden Teile des Ringes stehen senkrecht zur Richtung grösster Elastizität im Gips — die entgegengesetzten Quadranten Additionsfarben an — in ihnen laufen die Teile des Ringes mit der Richtung grösster Elastizität im Gips parallel. — Dieses Auftreten eines sog. negativen Kreuzes entspricht also ganz den Verhältnissen am kristallinen Stäbchen (siehe oben). Auch die Lipochringchen erwiesen sich allerdings in ziemlich ungleichmässiger Weise doppelbrechend.

Nun ist den Mineralogen schon lange bekannt, dass mikroskopische Individuen von Kristallen, sog. Mikrolithen, allerhand Abweichungen in ihrer äusseren Gestalt unterworfen sind: „bald erscheinen die Nadeln an einem oder an beiden Enden etwas keulenförmig verdickt, oder pfriemenförmig zugespitzt.“ ... oder fein eingesägt ...; bald sind sie schwächer oder stärker hakenähnlich gekrümmt oder gar geknickt, schleifenförmig verdreht oder pfropfenzieherartig geringelt ...“ (Zirkel 1898, S. 149). Offenbar stellen die letzt beschriebenen Lipochringebilde derartige Abweichungen von der regelmässigen Kristallform dar. Ich möchte nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass man in den Wurzeln der Möhre (*Daucus carota*) neben typischen Carotinkristallen (vgl. S. 102) ganz ähnliche unregelmässige Kristallgebilde beobachten kann, wie ich sie hier von den *Lacertofulvinkristallen* geschildert habe.

Wie schon angedeutet, fand ich nicht immer die Lipochrinstkristalle innerhalb der Lipophoren, sondern bisweilen scheinen sie, in Gruppen beieinander gelegen (vgl. Fig. 32, 41—45, Taf. VII),

ausserhalb der Zellen frei im Gewebe vorzukommen. Doch muss ich hervorheben, dass ich solche Beobachtungen vornehmlich an Stellen machte, an denen infolge der dichten Lagerung der Lipophoren (Fig. 32, Taf. VII) oder der Anwesenheit von Guanophoren oder Melanophoren (Fig. 41, Taf. VII) die einzelnen Lipophoren überhaupt nicht sicher voneinander abgegrenzt werden konnten, dass also in vielen Fällen doch die Möglichkeit intrazellulärer Lage gegeben ist. Wenn aber wirklich die Lacertofulvin-kristalle auch frei im Gewebe vorkommen, kann dieses Verhalten wohl nur so erklärt werden, dass sie intrazellulär entstanden, erst nachträglich aus den Zellen ausgetreten sind. Denn die Bildung oder mindestens die Speicherung des Lipochrins muss doch als eine spezifische Tätigkeit der Lipophoren angesehen werden, und es ist nicht etwa anzunehmen, dass das Lipochrin primär in der interzellulären Lymphe kristallinisch ausgeschieden wird, da man es doch sonst wohl im ganzen Körper antreffen müsste.

Ich denke mir, dass das in den Zellen gebildete Lipochrin, sofern hinreichend Fettgranula vorhanden sind, in den Fettröpfchen gelöst erscheint. Wenn dagegen die Ablagerung von Fett in den Lipophoren nachlässt, oder die Bildung des Lacertofulvins überhandnimmt, steht dem Farbstoff das Lösungsmittel (Fett) nicht mehr in hinreichender Menge zur Verfügung und er muss in fester Form auftreten. Tritt nachträglich wieder mehr Fett auf, so können die kristallinen Farbstoffablagerungen wieder in Lösung gehen. So glaube ich, ist es auch zu erklären, dass man intensiv gefärbten Massen begegnet, über deren Aggegratzustand, ob flüssig oder fest, die Beobachtung im gewöhnlichen Licht im Zweifel lässt, und erst das Polarisationsmikroskop den Entscheid zu fällen gestattet: sind die betreffenden Gebilde doppelbrechend, so müssen sie als feste Körper betrachtet werden, im entgegengesetzten Fall als flüssig. Ergibt sich in dieser Weise der flüssige Aggregatzustand, während die Farbe und die von der Kugelgestalt manchmal stark abweichende Form der Gebilde zunächst für feste Körper sprechen würden, so liegen wahrscheinlich sehr konzentrierte Lipochrinlösungen vor.

Die Konzentration des Lacertofulvins in den Lipophoren und gegebenenfalls sein Vorkommen in fester Form sind natürlich auch für das makroskopische Aussehen der Lipophorenmassen aus-

schlaggebend. Bei *Lacerta agilis* finden sich Lipochrinkristalle viel seltener als bei *Lacerta vivipara*, und abgesehen von der meist intensiven Färbung der Lipophorengranula bei letzterer Form bewirkt hier vor allem die Untermengung der gelben Massen mit den fast rein rot gefärbten festen Farbstoffablagerungen, die mit bloßem Auge nicht einzeln kenntlich sind, eine Vertiefung des Farbtones der Bauchhaut nach orange oder rot hin. Es ist sehr wohl denkbar, dass gewisse Formen von Erythroze bei Eidechsen massenhaftem Vorkommen von festem Lipochrin ihre Entstehung verdanken.

g) Bewegungserscheinungen?

Obwohl ich öfter besondere Aufmerksamkeit darauf verwandt habe, etwaige Bewegungserscheinungen an den Eidechsenlipophoren festzustellen, habe ich doch weder Formveränderungen der ganzen Zelle, noch intrazelluläre Verlagerungen oder auch nur kleinste Verschiebungen der Granula, Lacertofulvinkristalle und verwandter Bildungen beobachten können. Darnach muss ich schliessen, dass den Eidechsenlipophoren eine aktive Bewegungsmöglichkeit nicht zukommt. Nicht ganz selten sah ich die Lipophorengranula in kleineren Zellabschnitten in lebhafter Brownscher Molekularbewegung begriffen. Doch dürfte es sich in diesen Fällen wohl um Verletzungen der Zellen handeln, vielleicht schon um Austritt von Zellinhalt in die Umgebung; es ist ja möglich, dass der Druck, dem der Bauchschuppenhinterrand im Augenblick des Abschneidens mit der Schere ausgesetzt ist, hinreicht, die eine oder andere der augenscheinlich sehr zarten und empfindlichen Lipophoren zu schädigen.

V. Die Guanophoren.

a) Zellnatur.

Die Zellnatur der Guanophoren wurde zuerst von Blanchard (1880, S. 12) für *Lacerta ocellata* einwandfrei sichergestellt. Wenn ältere und auch neuere Autoren (Carlton 1904, S. 262 bei *Anolis*) in diesem Punkte eine gewisse Unsicherheit bekunden, so liegt es wohl daran, dass sie die Guanophoren dort untersucht haben, wo sie gehäuft vorkommen und in der Tat eine Schwierigkeit besteht, die einzelne Zelle zu erkennen, da die benachbarten Elemente sich mit ihren Ausläufern durchflechten. Prüft man die Guanophoren dagegen an Stellen,

an denen sie vereinzelt auftreten und ihnen geringer Raum zur Tiefenentwicklung zur Verfügung steht, so dass die Zellen in einfacher Schicht vorliegen und ihre Ausläufer sich alle in einer Ebene befinden und leicht zu überschauen sind, so ergibt sich ihre Zellnatur ohne weiteres aus ihrer Form und der Gegenwart und Lage des Kernes.

Schon mehrfach habe ich in früheren Arbeiten bei verschiedenen Arten (W. J. Schmidt 1912 a und b, 1914) solche Zellen beschrieben und abgebildet und möchte hier zunächst auf einige neue geeignete Untersuchungsobjekte hinweisen. Am freien Hinterrand der Bauchschuppen unserer einheimischen Eidechsen lassen sich am überlebenden, in physiologischer Kochsalzlösung aufgehobenen Totalpräparat ohne weiteres vereinzelte Guanophoren auffinden (vgl. Taf. VII, Fig. 31 und 32), die in durchfallendem Licht prächtige Interferenzfarben zeigen. Sie erscheinen als Zellen mit mässig zahlreichen, lappigen Ausläufern; die Lage des zentral gelegenen Kernes verrät sich oft durch eine rundliche oder ovale durchscheinende Stelle. Wenn Pouchet (1876, S. 60) von den Guanophoren der grünen Eidechse behauptet, dass wenigstens beim Erwachsenen durchaus kein Kern zu unterscheiden sei, und wenn Blanchard (1880, S. 12) für *Lacerta ocellata* die Ansicht vertritt, der Kern fehle beim erwachsenen Tier häufig, so kann ich dem nach meinen Befunden bei den verschiedensten Formen, unter anderen den einheimischen Lacertiden, nicht beistimmen. Abgesehen davon, dass die Stelle des Kernes am überlebenden Objekt häufig zu erkennen ist und er auch an ihm durch Methylenblau gefärbt werden kann, findet man am gefärbten Schnittpräparat Kerne in den Guanophoren so häufig, dass wohl auf jede Zelle ein Kern entfallen kann unter Berücksichtigung der vielen im Schnitt sich darbietenden kernlosen Zellabschnitte. Ferner besteht die Guanophore ja nicht allein aus einer Anhäufung der kristallinen, toten Inhaltsmasse, sondern diese letztere ist in erheblichen Mengen von Zytoplasma eingebettet (siehe S. 212), dessen dauernder Bestand ohne Kern nach den herrschenden Anschauungen vom Leben der Zelle undenkbar ist. Blanchard (1880, S. 12) gibt die Grösse der Guanophorenkerne zu 2—3 μ an; ich habe bei *Lacerta muralis* in der Rückenhaut einige Kerne gemessen und Grössen bis zu 8 μ beobachtet, etwa entsprechend den Kernen der basalen Epidermiszellen. Auch finde

ich entgegen Blanchard die Kerne der Zellen nicht rundlich, sondern meist zur Hautoberfläche (wie die ganzen Zellen) abgeplattet; indessen sind sie dabei bisweilen (gemäss dem Bild bei Veränderung der Einstellung) in einer Richtung in die Länge gestreckt. Jedenfalls kann aus der Grösse der Kerne nicht auf ihre beginnende Rückbildung geschlossen werden und auch ihr Bau zeigt keinerlei Hinweis auf Chromatolyse (Taf. VIII, Fig. 56, 59 und 60 a—c): ein oder zwei Nukleolen und zahlreiche kleinere, gleichmässig verteilte Chromatinkörnchen sind bei guter Färbung im Kerninneren kenntlich. Den Guanophoren scheint im Gegensatz zu Melanophoren und Allophoren immer nur ein Kern zuzukommen.

Ein weiteres vorzügliches Untersuchungsobjekt für Guanophoren bilden die Rückenschuppen von *Lygosoma smaragdinum* Less., einzeln, ungefärbt zu Balsampräparaten verarbeitet. *Lygosoma* gehört zu den Scincoiden und besitzt wie alle Formen dieser Gruppe in der Kutis gelegene, aus mehreren Plättchen mosaikartig zusammengefügte Knochenschuppen. Diese reichen bis nahe an die Epidermis heran und lassen demnach den Guanophoren nur einen sehr geringen Raum zur Tiefenentfaltung übrig. Hier sieht man die Zellen in grosser Menge und dünner einfacher Schicht ausgebreitet, nebeneinander liegen als verästelte, kantig umrissene Elemente, die sich mit ihren Ausläufern ineinander schieben. Fast in jeder Zelle ist bei hinreichender Vergrösserung die zentrale helle Stelle des Kernes wahrzunehmen. In Textfig. 10 ist eine Gruppe von fünf derartigen Zellen in den Umrissen dargestellt. Diese Guanophoren von *Lygosoma* zeigen bei durchfallendem Licht gelbliche Farbe, bei auffallendem makroskopisch ein prachtvolles Blau, mikroskopisch lebhaft glitzernde, blaue und grüne Töne.

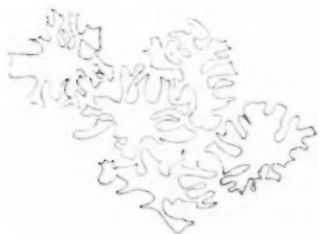


Fig. 10.
Gruppe von fünf Guanophoren von
Lygosoma smaragdinum.
Vergr. 450:1.

Zumeist wurden die Guanophoren bei Sauriern (einschliesslich Chamäleonen) untersucht, doch fehlen sie keineswegs Schlangen, Krokodilen und Schildkröten. Bei Schlangen beschrieb sie z. B., abgesehen von älteren Mitteilungen Leydigs (vgl. diesen Autor 1888),

Todaro (1878, S. 1100) als „cellule a pigmento giallo“, Ficalbi (1888, S. 85), unter Betonung ihrer zelligen Natur, als „cromatofori gialli; cromatofori giallo verdi“. *Crocodilus niloticus* bietet an Schnitten der Rückenhaut, besonders leicht nachweisbar in polarisiertem Licht, eine Zone von Guanophoren zwischen kollagener Grenzlamelle und Melanophoren dar, die aus Elementen mit dünnen, ziemlich langen Ausläufern zu bestehen scheint, welche nur spärlichen kristallinischen Inhalt umschliessen.¹⁾ Auch Oppenheimer (1895) gibt in Abbildungen die „Strukturfarbenschicht“ von *Crocodilus vulgaris* und *porosus* wieder. Einige Stichproben, die ich bei Schildkröten machte, lehrten mich, dass bei *Emyda granosa* (= *ceylonensis*) sehr zierliche, reich verästelte Guanophoren meist mit schlanken Ausläufern vorkommen (Haut des Halses eines jungen Tieres von 3,5 cm Länge), deren kristallinischer Inhalt aus sehr locker gelagerten und daher gut unterscheidbaren Plättchen besteht (vgl. Textfig. 13), so dass das Objekt in dieser Hinsicht das beste mir bekannte darstellt (siehe unten). Indessen steht die feinere histologische Untersuchung der Guanophoren bei Schlangen, Krokodilen und Schildkröten im allgemeinen noch aus und würde gewiss mancherlei beachtenswerte Ergebnisse zutage bringen.

Durchweg stellen die Guanophoren mehr oder minder verästelte Zellen dar; Grösse, Form und Art der Verweigung unterliegen aber je nach den Arten und Körperstellen beträchtlichen Unterschieden; ich verweise in dieser Hinsicht auf die Textfig. 10—14, Fig. 31, Taf. VII und ferner auf meine diesbezüglichen früheren Mitteilungen (W. J. Schmidt 1912 a und b, 1913, 1914).

b) Entwicklung.

Über die Entwicklung der Guanophoren lagen bisher keinerlei Angaben vor, und trotz mancher Versuche in dieser Richtung bin ich nur zu spärlichen Ergebnissen gelangt. Bemerkenswert ist zunächst, dass die Guanophoren nach den Melanophoren

¹⁾ Eine sehr mächtig entwickelte Guanophorenschicht findet sich unter dem Epithel der Zungenoberfläche von *Crocodilus niloticus*, wie überhaupt die eigentümlich weisse Färbung der Mundhöhle bei Krokodilen auf die Anwesenheit von Guanophoren zurückzuführen ist; über den chemischen Nachweis von Guanin in der Haut der Krokodile siehe S. 220.

sichtbar werden und daher erst in späteren embryonalen Stadien zu erwarten sind; so suchte ich sie vergebens in jüngeren Stadien von Lacertiden und Agamiden (*Draco*, *Calotes*), deren Melanophoren schon gut kenntlich waren. Die Schwierigkeit, die frühesten Entwicklungszustände dieser Zellen aufzufinden, beruht darin, dass irgendwelche in der Kutis gelegene Elemente, die ihrer Form nach als Guanophoren anzusprechen wären, nicht sicher als solche gelten können, bevor der für die Guanophoren charakteristische kristallinische Inhalt erscheint. Da der letzte nun zunächst sehr spärlich auftritt, sind die Zellen leicht zu übersehen und es empfiehlt sich, die Präparate in polarisiertem Licht bei gekreuzten Nikols zu untersuchen; alsdann verraten sich die kleinsten Spuren des kristallinischen Guanophoreninhaltes durch ihr Aufleuchten im dunklen Gesichtsfeld. Indem ich in dieser Weise Balsampräparate von ungefärbten Hautstücken verschiedener Eidechsenembryonen prüfte, stiess ich bei älteren Embryonen von *Gecko verticillatus* auf Guanophoren, die bei ihrer geringen Grösse und der schwachen Entwicklung der kristallinischen Inhaltsmassen als jugendliche Guanophoren gelten müssen. Hat man einmal in polarisiertem Licht diese Elemente aufgefunden, so bereitet ihre Beobachtung in gewöhnlichem Licht keine besonderen Schwierigkeiten mehr.

Die Zellen von *Gecko verticillatus* besitzen einen



Fig. 11.

Jugendliche Guanophore aus der Rückenhaut eines älteren Embryos von *Gecko verticillatus*. Vergr. 1360:1.

grossen zentralen Teil, von dem sehr dünne, leicht gewundene Ausläufer abgehen (Textfig. 11). Ihr Protoplasma ist an den ungefärbten Präparaten nicht zu erkennen und ihre Gestalt demnach im mikroskopischen Bild wesentlich durch die Verteilung des kristallinischen Zellinhaltes bestimmt, den wir kurz als Guanin bezeichnen wollen (siehe Seite 218). Das Guanin erscheint hier in Form von kürzeren

oder längeren Stäbchen, die nach ihrem optischen Verhalten als Kriställchen betrachtet werden müssen (siehe unten); die grössten Stäbchen messen 3—4 μ in der Länge, die kleinsten erscheinen punktförmig, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, dass manche grössere Stäbchen mit ihrer Längsachse der optischen Achse parallel verlaufen mögen und so körnchenartige Gebilde vortäuschen können. Im mittleren Teil der Zelle sind die Stäbchen sehr spärlich vorhanden, was wohl auf die Gegenwart des Kerns zurückzuführen ist, und ganz unregelmässig gelagert; in den Fortsätzen dagegen fällt die Längsachse der Stäbchen überwiegend mit der des betreffenden Ausläufers zusammen.

c) Struktur des kristallinen Inhaltes und Zytoplasma.

Die Beobachtung, dass das Guanin als bestimmt geformte Gebilde in den Zellen von *Gecko verticillatus* auftritt, veranlasste mich, dem Guanophoreninhalt eine erneute Untersuchung zu widmen. Bei den von mir bisher vorgenommenen Formen (*Phelsuma*, *Tarentola*, *Uroplatus*, *Gerrhosaurus*, *Anguis*) hatte ich nichts Derartiges bemerken können, vielmehr erschien mir der Guanophoreninhalt unter der Form gröberer und feinerer Körnchen, die nur unter dem Polarisationsmikroskop ihre kristallinische Natur verrieten (W. J. Schmidt 1912a und b, 1913, 1914). Doch liegen in der Literatur zwei abweichende Angaben vor, die hier zunächst ihre Erwähnung finden sollen. Pouchet (1876, S. 60) empfiehlt zur Untersuchung der Guanophoren von *Lacerta viridis*, die oberflächlichen Hautschichten mehrere Tage in schwacher Essigsäure zu behandeln. Da Guanin in Essigsäure unlöslich ist, dürfte die Wirkung dieser Vorbehandlung wesentlich auf der durch Säure bedingten Quellung und Aufhellung des Bindegewebes beruhen. Alsdann kann man nach Pouchet bei starker Vergrösserung feststellen, dass die Massen der „substance cœrulescente“ Andeutungen paralleler Linien zeigen, die 1—1,5 μ von einander entfernt sind und eine lamellöse Struktur anzuzeigen scheinen. Indessen gelang es Pouchet in keiner Weise, die Masse in isolierte Lamellen zu zerlegen. Ferner ist hier vielleicht die Mitteilung Blanchards (1880, S. 12) zu vergegenwärtigen, dass die Guanophoren von *Lacerta ocellata* von kristallinen Flitterchen („pailletes“) erfüllt seien, die in blau, grün, gelb usw. schillern

und zudem ihre Farbe nach der Stärke der Vergrößerung und der Art der Beleuchtung wechseln.

Meine diesbezüglichen Untersuchungen erstrecken sich vornehmlich auf die Guanophoren der Lacertiden; daneben prüfte ich die schon erwähnten Guanophoren von *Emyda granosa*, ferner auch diejenigen von *Uroplatus*, *Phelsuma*, *Tarentola*. Sie wurden sowohl an Totalpräparaten von Hautstücken in Balsam, als auch an gefärbten und ungefärbten Schnitten angestellt, die senkrecht und vereinzelt parallel zur Fläche der Haut geführt waren. Da Guanin sowohl in Alkalien als auch Mineralsäuren löslich ist, müssen bei der Herstellung der Präparate alle derartigen Substanzen vermieden werden, wenn man auf die Erhaltung des kristallinen Inhalts rechnen will. Als Fixierungsflüssigkeiten empfehlen sich also etwa Alkohol und Formol (säurefrei!), Sublimat; auch bei Fixierung in Flemmings Gemisch bleibt der Guanophorenhalt anscheinend vollkommen unverändert. Zur Färbung eignet sich Delafields Hämatoxylin und Eosin, dagegen nicht Eisenhämatoxylin; denn längere Beizung der Präparate mit Ferriammoniumsulfat und die Anwendung der gleichen Substanz zum Differenzieren der Farbe löst (in sehr schonender Weise) das Guanin auf. Solche Eisenhämatoxylinpräparate sind aber hervorragend geeignet, über das Plasma der Guanophoren Aufschluss zu geben, wie später berichtet werden soll.

Da der Guanophorenhalt, wie schon mehrfach erwähnt, doppelbrechend ist, bildet die Untersuchung der Präparate in polarisiertem Licht bei gekreuzten Nikols ein ausgezeichnetes Hilfsmittel. Ich bediente mich einer Polarisationsrichtung von Zeiss, bestehend aus einem Polarisator, der in den Blenden-träger des Abbéschen Apparates eingehängt, und eines Hutnikols, der dem Okular aufgesetzt wird. Bei hinreichend starker Beleuchtung (Glühstrumpf), vor allem, wenn zwischen Kondensorlinse und Unterseite des Objektträgers eine Verbindung mittels Wasser hergestellt wird, welche die Reflexion von Lichtstrahlen an der Unterseite des Objektträgers verringert und die Apertur (1,4) des Kondensors fast ganz auszunützen erlaubt, erscheint das Bild bei Anwendung der Apochromat-Immersion 2 mm N.A. 1,30 und Komp.-Okular 8 in tadelloser Schärfe. So kann man mit Sicherheit das optische Verhalten der im gewöhnlichen Licht zu erkennenden Strukturen

feststellen. Dabei bietet der Hutnikol gegenüber dem in den Tubus einschiebbaren Analysator der üblichen mineralogischen Stative (falls er nicht zugleich auch drehbar ist!) die Annehmlichkeit, dass man durch Drehung des Hutnikols allmählich Aufhellung des dunklen Gesichtsfeldes herbeiführen kann und so das beobachtete Objekt beim Übergang vom polarisierten zum gewöhnlichen Licht (oder umgekehrt) keinen Moment aus dem Auge verliert. Auch bei schwächeren Vergrößerungen¹⁾ gibt die Beobachtung (an Totalpräparaten) in polarisiertem Licht entzückend schöne Bilder, die rasch über Gegenwart und Verteilung der Guanophoren in der Haut aufklären. Besonders hübsch ist der Eindruck beim Einlegen eines Gipsplättchens Rot I. O. So erscheinen z. B. bei einem dünneren Totalpräparat (Haut eines älteren Embryo von *Ptychozoon*) die Melanophoren bräunlichschwarz, die Guanophoren in lebhaften Interferenzfarben auf dem roten Untergrund des Bindegewebes. Auch vereinzelt liegende Melaninkörnchen können mittels des Polarisationsmikroskops immer leicht und sicher von anderen ähnlich geformten Gebilden unterschieden werden.²⁾

Der erste, der sich des Polarisationsmikroskops zum Nachweis der Guanophoren bediente und ihren kristallinen Inhalt als sehr stark doppelbrechend bezeichnete, ist wohl Krukenberg (1882b) gewesen. Er empfiehlt polarisiertes Licht (S. 254)

¹⁾ Der Zeiss'sche Apochromat 8 mm enthält eine doppelbrechende Linse und wirkt daher depolarisierend; doch bietet Apochromat 16 mm vereint mit starkem Kompensationsokular (12) sehr angenehme Beobachtungsmöglichkeit für solche Verhältnisse.

²⁾ Dunkelfeldbeleuchtung (Paraboloidkondensor von Zeiss oder Zentralblende mit Immersionskondensor) lässt sich ebenfalls zur Untersuchung der Guanophoren gebrauchen, wenn auch nicht mit dem Vorteil wie polarisiertes Licht, da man auf die Anwendung schwächerer Vergrößerungen (bei Betrachtung von Balsam-Totalpräparaten) beschränkt ist, weil bei starken Verschleierung durch die Dicke des Objektes (Übereinanderlegen zahlreicher Beugungsbildchen) eintritt. Der Eindruck der Präparate bei solcher Beobachtungsweise ist ähnlich dem bei auffallendem Licht (Opakilluminator) und gestattet eine sehr leichte Orientierung über das Verhalten der verschiedenen Chromatophoren in den obersten Hautlagen, also etwa die Feststellung, ob Melanophoren oder Allophoren expandiert sind und wie sich ihre letzten Verzweigungen (pigmenterfüllt) verhalten. Für solche Zwecke kann ich die Anwendung der Dunkelfeldbeleuchtung nicht nachdrücklich genug empfehlen.

hauptsächlich zum Auffinden der Guanophoren an Stellen, die reich an schwarzem Pigment sind und weist auf die in Balsam eingeschlossenen Schwanzflossen junger Salamanderlarven als Demonstrationsobjekt hin, ferner auf die Schwimmhäute der Frösche, an denen man sich so leicht von der zelligen Natur der die doppelbrechenden Körperchen enthaltenden histologischen Elemente überzeugen könne. Schwieriger gelinge das bei Tieren, bei denen die „weisse Masse“ in grossen Mengen vorkomme, wie in der Haut vom Chamäleon. Dann scheine bei gekreuzten Nikols das ganze Gesichtsfeld zu leuchten und einzelne Zellen könnten wenigstens bei Flächenansicht ganzer Hautstücke nicht mehr erkannt werden. Später hat Carlton (1903, S. 261) von den Guanophoren von *Anolis* erwähnt, dass sie unter dem Polarisationsmikroskop sich doppelbrechend erweisen. Allerdings zieht er hieraus und aus der Löslichkeit des Inhalts in Säuren den irrigen Schluss, es handle sich um eine anorganische kristallinische Ablagerung, eine Auffassung, der schon Fuchs (1914, S. 1603) mit Recht entgegengetreten ist, da auch organische Substanzen in Mineralsäuren löslich und doppelbrechend sein können. Schliesslich habe ich (W. J. Schmidt 1912a, S. 197) auf die Doppelbrechung des Guanophoreninhaltes bei *Phalsuma* hingewiesen, die trotz nicht kenntlicher Kristallform die kristallinische Natur des Inhalts dartut.

Kehren wir nach diesen methodologischen und historischen Erörterungen wieder zum Ausgangspunkt der Untersuchung des Guanophoreninhaltes, den jugendlichen Guanophoren in der embryonalen Haut von *Gecko verticillatus*, zurück. Nachdem ich dort die Stäbchenform des Guanins aufgefunden hatte, suchte ich bei anderen Objekten nach und fand in der Tat die gleichen Verhältnisse zunächst bei *Uroplatus*, bei dem mir schon früher (W. J. Schmidt 1913, S. 392) die sehr grobkörnige Beschaffenheit des Guanophoreninhaltes aufgefallen war. Die Zellen in der Guanophorenlage unter dem Epithel eignen sich allerdings für diese Beobachtung nicht, da der kristallinische Inhalt zu dicht gelagert ist, auch wohl die Ausbildung der Stäbchen an sich wenig deutlich ist; dagegen lassen manche „erratische“ Guanophoren im subkutanen Füllgewebe der Schwanzverbreiterung an Schnitten klar die stäbchenartige Ausbildung des Guanins erkennen (Textfig. 12). Die Gebilde sind hier kürzer,

aber meist dicker als bei *Gecko verticillatus*, die längsten messen etwa nur $2\ \mu$. Ihre Anordnung ist aber insofern die gleiche wie dort, als die Stäbchen im mittleren Teil der Zelle mehr unregelmässig gelagert, in den Ausläufern, wenigstens an ihren schmälern Stellen, längs zum Verlauf des betreffenden Zellfortsatzes gerichtet sind. Besonders gut zu sehen sind die Stäbchen in dünner Lage über dem Kern und an einem hier befindlichen grösseren konnte ich Andeutung einer Abschrägung oder Zuspitzung des Stäbchens wahrnehmen, ein erster Hinweis darauf, dass die Stäbchen Kriställchen sind.



Fig. 12.

Guanophoren aus der Subkutis von *Uroplatus*. Vergr. 1360:1.

Viel besser liess sich die letztgenannte Feststellung an den schon oben erwähnten Guanophoren der Halshaut einer jungen *Emyda granosa* machen (Textfig. 13); hier beträgt die Länge der Stäbchen bis $4\ \mu$, ihre Dicke schwankt beträchtlich. An den dicksten zeigt sich die Abschrägung der Endflächen ganz einwandfrei und zwar erfolgt sie so, dass sie an beiden Enden parallel geht (vgl. Textfig. 13, grosse Stäbchen im hellen Kernraum). Ob nicht an der Endbegrenzung der Stäbchen noch andere kleinere Flächen beteiligt sind, lässt sich bei der minimalen Grösse der Gebilde nicht sicher erkennen; manchmal schien es mir so. Dagegen machen weitere Eigentümlichkeiten gewiss, dass die Stäbchen in Wirklichkeit längliche Plättchen sind. Dafür spricht ausser optischen Erscheinungen in polarisiertem Licht (siehe S. 217), dass die breiteren Stäbchen weniger stark lichtbrechend erscheinen als die schmälern, während doch, falls es sich um gleichgeformte Gebilde von verschiedenem Ausmass handelte, gerade das Gegenteil zu erwarten wäre. Diese Tatsache weist vielmehr darauf hin, dass die breiten Stäbchen Plättchen in Flächenansicht, die schmälern aber — wenigstens zum Teil — Plättchen in Kantenansicht sind,

im ersten Falle die Lichtstrahlen eine dünnere Schicht durchsetzen und weniger abgelenkt werden, im zweiten Fall dagegen eine dickere Schicht unter beträchtlicherer Brechung (eventuell Parallelverschiebung bei planparallelen Flächen) durchlaufen. Auch die sorgsame Handhabung der feinen Bergerschen Mikrometerschraube stützt diesen Schluss. Ferner gewahrt man hin und wieder und meist in kleinen Gruppen beieinander etwas grössere



Fig. 13.

Guanophoren von *Emyda granosa*. Vergr. 1088:1.

Gebilde von unzweifelhaft plättchenartiger Beschaffenheit, die keine ganz regelmässige Kantenbegrenzung zu besitzen scheinen (vgl. Textfig. 13, unten, im mittleren der drei Ausläufer) und mit den breiten Stäbchen schwache Lichtbrechung (und auch gleiches optisches Verhalten in polarisiertem Licht) gemein haben. Da nun die Mehrzahl der Stäbchen (auch bei beträchtlicher Länge) schmal erscheint, sieht man sich zur Annahme gedrängt, dass sie mit ihrer Schmalseite überwiegend zur optischen Achse des Mikroskops parallel gestellt sind, also — da die Beobachtungen an Totalpräparaten angestellt sind — mit ihrer Schmalseite senkrecht auf der Fläche der Haut stehen.

Die Tatsache, dass bei *Emyda* der Guanophorenhalt aus Plättchen mit abgeschrägten Enden besteht, lässt die Wahrscheinlichkeit zu, dass die Stäbchen allgemein langgestreckte Plättchen darstellen und dass auch dort, wo die Inhaltsmasse körnig erscheint infolge zu geringer Dimension der einzelnen Elemente, in Wirklichkeit sehr winzige Plättchen vorliegen. Und es gelingt auch manchmal, bei Zellen mit sehr feinkörnigem Inhalt einzelne stäbchenartige Gebilde, wenn auch nicht Plättchen, zu beobachten. So konnte ich solche wenigstens in polarisiertem Licht in dünnen Schnitten der Guanophoren der Rückenhaut von *Tarentola mauritanica* erkennen. Bei *Phelsuma madagascariense* sind die Guanophoren der Rückenhaut äusserst feinkörnig, in denen der Bauchseite lassen sich allerdings sehr kurze Stäbchen feststellen. —

Gemäss der erwähnten Bemerkung Blanchards hinsichtlich *Lacerta ocellata* sollte man bei den Lacertiden *L. agilis*, *muralis* und *vivipara* den geschilderten Befunden ähnliche erwarten. Doch deren Guanophoren bieten ein ganz anderes und bisher vereinzelt stehendes Aussehen dar, dessen nur Pouchet in oben wiedergegebener Weise bei *Lacerta viridis* gedenkt (siehe S. 199). An dünnen Querschnitten der Haut zeigen die Guanophoren der genannten Arten bei Erhaltung des kristallinen Inhalts eine enge, aber deutliche Streifung, die auf der abwechselnden Aufeinanderfolge schwächer und stärker lichtbrechender Linien beruht (Fig. 56 a—d, Taf. VIII).¹⁾ Die Streifung

¹⁾ Dass die stärker lichtbrechenden, dunkel wiedergegebenen Linien bei hoher Einstellung heller sind, konnte in den Abbildungen nicht zum Aus-

ist im wesentlichen eine Parallelstreifung, derart, dass der Verlauf der Linien der Fläche der Haut gleichgerichtet ist; man könnte sie kurz Horizontalschichtung nennen. Doch sieht man bei etwas genauerer Beobachtung leicht, dass die Linien zumeist nicht gerade sind, sondern oft geschwungen verlaufen, indem sie im allgemeinen den Krümmungen der Ausläufer sich anpassen und so dem oberen und unteren Kontur der Zellen im Schnitt entsprechen. Ferner lassen sich auch allerlei Störungen der Schichtung beobachten, derart, dass zwei Streifensysteme unter einem gewissen Winkel gegeneinander gerichtet in einem Schnitt erscheinen. Das Aussehen der in den Abbildungen dunklen, stärker lichtbrechenden Linien erlaubt schon in gewöhnlichem Licht die Deutung, dass sie durch die kristallinische Inhaltsmasse der Guanophoren bedingt werden, eine Auffassung, die durch die Beobachtung in polarisiertem Licht bekräftigt wird, indem sie bei gekreuzten Nikols hell aufleuchten, während zwischen ihnen Dunkelheit herrscht.

Die stärker lichtbrechenden guaninhaltigen Zonen sind etwas dünner als die zwischen ihnen gelegenen Linien; ihre Dicke ist so gering, dass sie bei einer einzelnen Linie kaum zu bestimmen ist. Misst man die Dicke einer Zelle im Querschnitt, zählt dann ab, wieviel guaninhaltige Zonen auf die betreffende Stelle entfallen und berücksichtigt, dass diese Zonen durch mindestens ebenso breite guaninfreie Zonen voneinander getrennt sind, so gelangt man zu Werten von etwa $0,3 \mu$ für die Dicke einer guaninhaltigen Zone. Da diese Werte der Grenze für die mikroskopische Abbildung schon sehr nahe liegen, können sie mit einem ziemlichen Fehler behaftet sein, zumal auch die Entfernung der guaninhaltigen Zonen voneinander und die Dicke der einzelnen Zonen selbst etwas wechselt. Immerhin aber mögen sie als annähernd richtig gelten. Pouchet (siehe oben), der offenbar bei *Lacerta viridis* die Streifung der Zellen gesehen hat, gibt als Abstand der Linien $1-1,5 \mu$ an, was für die mir vorliegenden Formen ganz bestimmt zu hoch ist. Ursache dieser Messungsunterschiede kann ein tatsächlicher Unterschied im Verhalten der einzelnen Lacertiden sein oder aber, was mir wahrscheinlicher dünkt, ein Messungsfehler. Pouchet hat keine Schnitte untersucht, druck gebracht werden; sie beanspruchen nicht mehr, als eine Vorstellung der rein strukturellen Verhältnisse zu erwecken.

sondern Totalpräparate einzelner Schuppen; an diesen ist aber die Streifung wohl kaum mit einiger Sicherheit zu messen.

Es fragt sich nun, wie das Streifungsbild zu erklären ist. Dass die Streifung der Ausdruck übereinander gelagerter Lamellen ist, wie Pouchet mit einem gewissen Vorbehalt annehmen möchte, halte ich aus folgenden Gründen für ausgeschlossen. Betrachtet man die Linien genau bei starken Vergrösserungen und exakter Einstellung, so erscheinen sie nicht glattrandig, sondern immer in einer gewissen Rauhigkeit der Begrenzung. An vielen Stellen erkennt man ganz einwandfrei (Taf. VIII Fig. 56, insbesondere d), dass jede Linie aus einer Unsumme kleinster Körnchen zusammengesetzt ist, so dass sie keinesfalls den Querschnitt einer einheitlichen Lamelle darstellen kann. Diese Körnchen lassen sich auch leicht da beobachten, wo ein Teil einer Guanophore allmählich aus der Schnittebene abbiegt und an seinem äussersten, noch im Schnitt gelegenen Ende aussergewöhnlich geringe Dicke erreicht (Fig. 56 b rechts, Taf. VIII); an solchen Stellen löst sich der Zug der guaninhaltigen Zonen wahrscheinlich unter der Schnittwirkung des Mikrotommessers in eine regellose Anhäufung von Körnchen auf. Ferner sollte man bei einer Übereinanderschichtung von homogenen Lamellen erwarten, dass die Guanophoren in Aufsicht (von der Fläche der Zelle betrachtet) keine Struktur erkennen liessen; dem entgegen erscheinen aber die Zellen in Flächenansicht immer fein punktiert (Fig. 57, Taf. VIII), und zwar entspricht die Feinheit dieser Punktierung den kleinen Körnchen, welche die Linien des Querschnittsbildes zusammensetzen.²⁾ Somit zwingt die Kombination des Querschnittsbildes — parallel geordnete, aus Körnchen zusammengesetzte Linien — mit der Flächenansicht — ungeordnete Körnchen — zur Auffassung, dass in den Guanophoren der Lacertiden kleinste Guaninkörnchen in eine Anzahl von Schichten geordnet sind, die in gleichmässigem Abstand vonein-

²⁾ Eine fadenartige Aufreihung der Körnchen kann dem Querschnittsbild nicht zugrunde liegen, weil in allen möglichen Querschnittsrichtungen immer die Linien, nicht die etwaigen Fadenquerschnitte unter der Form von Punkten zu sehen sind, und beim Wechsel der Einstellung die Linien ihre gegenseitige Lage nicht wesentlich ändern, sondern das Bild der Schichtung dauernd erhalten bleibt, weil ferner auch mit einer solchen Auffassung das Flächenbild gewöhnlich nicht in Einklang steht.

ander im wesentlichen zur Fläche der Haut parallel verlaufen und regelmässig mit guaninfreien Lagen abwechseln. Diese Deutung, die den Guanophoren eine höchst bemerkenswerte Struktur zuspricht, findet auch in folgenden Überlegungen weitere Stützen. Würde die Streifung auf dem Querschnitt durch Lamellen hervorgerufen, so könnten diese Lamellen wohl nichts anderes sein als kristallinische Plättchen von Guanin. Mit dieser Annahme der Kristallnatur der Plättchen lassen sich aber die Krümmungen der Linien, die manchmal recht beträchtlich sein können — ich sah bisweilen eine Art konzentrischer Schichtung derselben um den Kern herum — nicht vereinigen; noch weniger geht das an für das Zusammenfliessen zweier Linien zu einer einzigen oder Gabelung einer Linie in zwei, wie ich sie einige Male beobachten zu können glaubte. Auch das Verhalten der Linien zum Kern ist bei der Gegenwart von plättchenartigen Kristallen kaum zu erklären. Während nämlich bisweilen die Linien dem Kern gewissermaßen ausweichen, sich bei Annäherung an denselben entsprechend dem Kernumfang allmählich voneinander entfernen, ihn dicht angelagert umziehen und auf der anderen Seite wieder zusammenschliessen (Fig. 56 c, Taf. VIII), und so die beiden den Kern unmittelbar umgreifenden Linien kleine zwickelartige, an den Kern anstossende Räume umschliessen, hören in anderen Fällen die Linien, dicht an den Kern herangetreten, wie abgeschnitten auf, um sich jenseits in gleicher Weise fortzusetzen (Fig. 56 a, Taf. VIII). Im letzten Falle müsste man zulassen, dass etwaige Kristallplättchen lochartig durchbohrt sind, um dem Kern Raum zu geben. Wie man sieht, führt die Annahme von übereinander geschichteten, kristallinischen Guaninlamellen zu grösseren Schwierigkeiten wie unsere Deutung, die eine komplizierte Struktur der Zelle voraussetzt. Ich würde diese Schwierigkeiten nicht ausdrücklich hervorgehoben haben, wenn nicht das später zu besprechende Verhalten der Guaninzonen in polarisiertem Licht nicht auch zunächst einer Annahme von Kristallplättchen zur einfacheren Erklärung der zu beobachtenden Erscheinungen das Wort zu reden schiene (siehe S. 218); denn schon allein der Vergleich von Querschnitts- und Flächenbild zwingt meiner Auffassung nach notwendig zur Annahme einer regelmässigen Schichtung kleinster Guaninkörnchen im Zelleib.

Obwohl ich die Entwicklung der Lacertidenguanophoren nicht

verfolgen konnte, dürfte doch das nächstliegende sein, anzunehmen, dass vom Beginn des Auftretens des Guanins an seine Teilchen in der regelmässigen Weise geordnet abgelagert werden, wie sie in der fertigen Zelle zu beobachten ist, nicht etwa nachträglich eine Schichtung der zunächst ungeordneten Guaninmassen eintritt. Welche Kräfte diese Schichtung bedingen, lässt sich ohne Kenntnis der Ontogenese gar nicht und auch vielleicht nicht einmal mit ihr entscheiden. Doch möchte ich nicht die Meinung unterdrücken, dass eine solche regelmässige Ablagerung des Guanins in der Zelle keineswegs unbedingt voraussetzt, dass das Zellplasma von vorneherein einen Schichtenbau besitzt, der die Guaninablagerung in der geschilderten Weise vorausbestimmt, sondern dass ein solches Verhalten wohl durch die Art der Ausfüllung des doch zunächst in gelöster Form im Plasma enthaltenen Guanins rein chemisch-physikalisch bedingt sein kann. Für die Möglichkeit derartiger Entstehung einer regelmässigen Schichtung von ausgefüllten Substanzen in kolloidalen Medien bietet ja das Liesegangsche Phänomen den Beweis.

Nicht an allen Guanophoren der Lacertiden lässt sich die beschriebene Schichtung der Guaninkörnchen gleich gut beobachten. Zum Teil ist das auf eine ungünstige Schnittführung zurückzuführen; denn wenn die Schrittrichtung einigermaßen schräg zur Ebene der guaninhaltigen Zonen verläuft, können sich die einzelnen Schichten nicht deutlich von einander abheben, sondern eine unregelmässige Verteilung der Guaninkörnchen wird vorgetäuscht. Es scheint aber auch manchen Zellen die regelmässige Schichtung des kristallinen Inhalts ganz zu fehlen.

Die von mir an den Lacertidenguanophoren beobachteten Strukturen erinnern am meisten an die von Siedlecki (1909, S. 711) beschriebenen Xantholenkophoren des javanischen Flugschreies. Diese erscheinen halbkugelig, derart, dass der flache Teil dicht ans Epithel angeschmiegt ist, wo sie dichter liegen, mehr prismatisch. Ihr Protoplasma ist charakteristisch geschichtet, indem dichte Protoplasmazonen mit Lagen von Guaninkörnchen abwechseln. Zwischen den Schichten, vorwiegend im unteren Teil der Zellen, findet sich gelbes Lipochrom. Dicht bei der Oberfläche und in der Mitte des abgeflachten Zellteiles liegt der Kern, dessen Umrisse immer den Schichten des Protoplasmas, sowie den äusseren Umrissen der Zelle parallel gehen. Diese Gestalt

besitzen die Xantholeukophoren in den dunklen Hautstellen, an den sehr hell gefärbten Stellen sind sie in ellipsoide Gebilde umgewandelt und haben ihren Kern tief im Protoplasma eingelagert. Da zwischen diesen beiden Extremen alle Übergänge bestehen, schliesst Siedlecki, dass die Xantholeukophoren ihre Gestalt verändern können und dabei der Kern von ihrer Oberfläche in die Tiefe des Plasmas wandern kann. Bei dieser Wanderung werden die Lamellen stark umgebogen und so untereinander vermengt, dass sie in einer Zelle, deren Kern sich schon ganz unten befindet, einige Anhäufungen bilden, an denen nur noch Spuren der konzentrischen Schichtung sichtbar sind. Da die glitzernden Guaninkörnchen sich vornehmlich in der Umgebung des Kernes befinden, der gelbe Farbstoff vorwiegend unter den Interferenzkörnern ausgebreitet ist, muss bei dieser Lage die blaue Färbung überwiegen und eine intensiv dunkle, bläulich grüne Hautfarbe daraus resultieren. Sobald aber die Kerne in die Tiefe wandern, werden die Guaninkörnchen infolge der Verschiebung des Protoplasmas von den gelbes Pigment führenden Schichten überdeckt; es muss also die gelbe Farbe der Zelle überhandnehmen. Ich kann mich eines gewissen Zweifels bei der Deutung der Siedleckischen Befunde nicht erwehren, da sie anscheinend nur auf Schnittpreparaten fussen und zwar auf solchen, bei denen das Lipochrom nicht dargestellt war. Als besonderen Unterschied gegenüber den Beobachtungen Siedleckis möchte ich noch hervorheben, dass bei den Lacertidenguanophoren die Schichtung des Plasmas im allgemeinen in keiner Beziehung zum Umriss des Kernes steht und die starke Abplattung der Lacertidenguanophoren Kernverlagerungen ganz ausschliesst.

Wie schon erwähnt, bieten die Lacertidenguanophoren in Aufsicht gleich denen anderer Formen gewöhnlich das Bild einer verworrenen Punktierung. Doch machen gewisse Zellen davon Ausnahmen, sei es, dass man ihre Flächenansicht am Totalpräparat oder an Flachschnitten durch die Haut untersucht. Man beobachtet nämlich in gewissen Teilen solcher Zellen eine Streifung, die ganz an diejenige des Querschnittsbildes erinnert (Fig. 58, Taf. VIII). Die Erklärung hierfür könnte eine zweifache sein: entweder sind an gewissen Stellen die Guaninkörnchen innerhalb einer horizontalen Schicht in Reihen angeordnet oder aber es besteht hier eine andere und zwar vertikale Orientie-

rung der guaninführenden Schichten. Da es nicht möglich ist, die gleiche Zelle in Aufsicht und im Querschnitt zu untersuchen, kann die Entscheidung nur auf indirektem Weg gefällt werden. Weil sich aus den Querschnitten ergibt, dass die Schichten der Guaninkörnchen bogigen Verlauf besitzen können, indem sie sich der Krümmung der Ausläufer anpassen, erhellt es ohne weiteres, dass an scharfen Biegungsstellen der Ausläufer (falls die Biegung nicht parallel der Hautoberfläche erfolgt!) die Lamellen auch in Aufsicht kenntlich sein müssen. Zu solchen Biegungen der Ausläufer ist aber dort reichlich Gelegenheit geboten, wo die Guanophoren in dickerer Schicht gehäuft sind und mit ihren Ausläufern sich gegenseitig durchflechten (vgl. Fig. 49, Taf. VIII). Unter solchen Bedingungen muss also ein Teil der Zellen auch in Flächenansicht die Schichtung zeigen. Mit der Richtigkeit dieser Annahme stimmt auch überein, dass die Streifung in Flächenansicht gewöhnlich an den Ausläufern, die ja stärkere Krümmungen machen, zu sehen ist, nicht aber am zentralen Zellteil, und dass in gleicher Weise wie am Querschnittsbild der Verlauf der Linien dem Kontur der Ausläufer sich anpasst. Schliesslich verhält sich auch das Streifungsbild in Flächenansicht im polarisierten Licht — das übrigens die beste Methode darstellt, sich von seinem relativ häufigen Vorkommen zu überzeugen — ganz so wie dasjenige des Querschnitts. Somit müssen wir die Streifung im Flächenbild auf eine von der horizontalen abweichende Orientierung der guaninhaltigen Schichten der Zellen zurückführen.

In betreff einer weiteren Eigentümlichkeit des Flächenbildes bin ich nicht zu klarer Deutung gekommen. An vereinzelt liegenden und mit ihren Ausläufern ziemlich in ein und derselben Ebene befindlichen Guanophoren (Totalpräparat vom Hinterrand der Bauchschuppen) fielen mir helle, ziemlich breite, spaltartig erscheinende Linien auf, die am deutlichsten bei tiefer Einstellung sichtbar waren, also dem vom Epithel abgekehrten Teil der Zelle anzugehören scheinen (Fig. 57, Taf. VIII). Das letzterwähnte Verhalten führte mich zunächst zur Auffassung, dass diese Linien Furchen auf der Unterseite der Zelle darstellen, hervorgerufen durch in den Zelleib einschneidende Bindegewebsfasern. Da diese Linien aber eine regelmässige Beziehung zur Zellform erkennen liessen, indem sie nämlich meist in der Länge der Ausläufer, insgesamt also einigermassen radiär zur Zellmitte verlaufen, glaubte

ich diese Annahme fallen lassen zu müssen. Weil aber die Form der Guanophoren und die Verlaufsrichtung ihrer Ausläufer vom umhüllenden Bindegewebe mitbestimmt wird, so wäre doch denkbar, dass aus diesem Grunde spaltartige Linien und Ausläufer zusammenfallen. Dafür würde auch sprechen, dass ich bisweilen festzustellen glaubte, dass ein solcher Spalt ohne Richtungsänderung, aber durch einen freien Zwischenraum unterbrochen, von einem Ausläufer auf einen nicht unmittelbar mit ihm zusammenhängenden benachbarten überging. Vielleicht sind diese Spalten aber auch das Negativ gewisser gleich zu besprechender plasmatischer Strukturen. —

Lacertidenguanophoren, deren kristallinischer Inhalt im Verlauf der Eisenhämatoxylinfärbung aufgelöst wurde (vgl. S. 200), zeigen eine von der besprochenen Guaninschichtung bedingte Streifung ihres Plasmas (Fig. 59 und 60 a—c, Taf. VIII). Bei starker Färbung nimmt ihr Zelleib einen blaugrauen Ton an, bei weitergehender Extraktion des Eisenhämatoxylin und nachheriger Tinktion mit Eosin speichert er den letzten Farbstoff ziemlich kräftig. Trotz der bedeutenden Menge von Guanin, welche die Zellen enthalten, sind aber, wie ich auch schon früher betont habe (W. J. Schmidt 1912 a, S. 197), keinerlei Lücken im Zytoplasma wahrzunehmen, die den aufgelösten Körnchen entsprechen würden. Dieser zunächst verblüffende Befund dürfte wohl so zu erklären sein, dass doch an Stelle der Körnchen Hohlräume im Plasma vorhanden sind, diese aber infolge ihrer geringen Grösse der Beobachtung entgehen, weil sie natürlich viel schwieriger sichtbar sind als die Guaninkörnchen, die einen grossen Brechungsunterschied gegenüber ihrer Umgebung besaßen. Nimmt man an, dass keine Hohlräume durch das Auflösen der Körnchen entstehen, so muss man voraussetzen, dass sie nicht rein aus säure- oder alkalilöslicher Substanz (Guanin) bestehen, sondern noch andere Beimengungen enthalten: eine solche Annahme entbehrt aber zunächst der Berechtigung. Jedenfalls zeigen die Lacertidenguanophoren, dass auch nach der Entfernung der Guaninkörnchen ihre ehemalige Anordnung im Plasma sichtbar bleibt, und dass gegenüber den körnchenfreien Schichten das guaninenthaltende Plasma durch die Anwesenheit der Körnchen eine Veränderung seiner Struktur (Vakuolisierung) erfahren hat. Wenn sich ein derartiges Verhalten bei den Guanophoren mit regellos gelagerten Guanineinschlüssen nicht nachweisen lässt, so liegt es

eben daran, dass die Veränderung so gering ist, dass sie, über die ganze Zelle gleichmässig verteilt, nicht zum Ausdruck kommt und erst bei einer gesetzmässigen Lagerung der Guaninkörnchen wahrnehmbar wird.

Wie bei der Zelle, deren kristallinischer Inhalt erhalten ist, lässt sich nach Entfernung des Guanins eine zarte Horizontalstreifung feststellen, die aus abwechselnd dünneren, in den Abbildungen etwas dunkler wiedergegebenen, und dickeren, helleren Zonen besteht. Die ersten dürften den ehemaligen Guaninlagen entsprechen, wenigstens zeugt dafür das gegenseitige Dickenverhältnis der Streifen, obwohl allerdings die Deutung schwierig ist, da ein so unzweifelhaftes Entscheidungsmerkmal wie das Verhalten in polarisiertem Licht hier natürlich fehlt.

Im ganzen ist es erstaunlich, wie viel Zytoplasma die Zellen enthalten, da sie doch mit Guanin dicht vollgepfropft sind. Ausser dem beschriebenen gestreiften Protoplasma zeigt der Zelleib hier und da (Fig. 59, Taf. VIII) fädige Bildungen, die auf längere oder kürzere Strecken zu verfolgen sind, sich mit Eisenhämatoxylin kräftig schwärzen und etwas körnig erscheinen. Sie halten wohl meist einen Verlauf entsprechend der Richtung der Ausläufer ein und ziehen demnach zum Kern hin. So sah ich denn auch Zellen, in denen unmittelbar vom Kern solche stark färbbare Massen ausgingen (Fig. 60 b, Taf. VIII). Vielleicht bedingen diese strangartigen Gebilde, über deren Natur ich mir kein weiteres Urteil erlauben kann, die vorhin erwähnten Spalten an den Guanophoren mit erhaltenem kristallinischem Inhalt. Ferner beobachtete ich zweimal in der Nähe des Kernes eine Unterbrechung der streifigen Plasmastruktur, bedingt durch eine rundliche Ansammlung körnigen Plasmas, in deren Inneren ein oder auch mehrere winzige, stark von Eisenhämatoxylin gefärbte Körnchen sich befanden (Fig. 59, Taf. VIII). Lage und gesamtes Verhalten dieser Bildung liessen sie wohl als Sphäre und Zentriol ansprechen, wenn nicht die Richtigkeit dieser Deutung durch die wenigen Beobachtungsfälle gefährdet wäre. Für das Vorhandensein eines zellulären Zentrums lässt sich aber doch vielleicht die Tatsache ins Feld führen, dass manchmal bei Guanophoren, deren kristallinischer Inhalt erhalten ist, ausser der hellen, den Kern andeutenden Stelle, und zwar in deren Nähe, eine zweite derartige Auflichtung im Zelleib bemerkbar ist, die frei oder arm an Guanin erscheint und um die herum eine gewisse

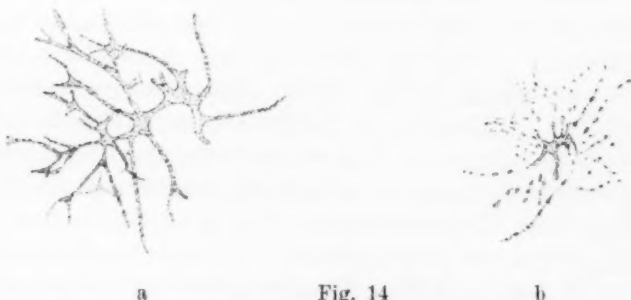
radiäre Anordnung der kristallinen Stäbchen sich gelegentlich zu erkennen gibt.

d) Bewegungserscheinungen der Guanophoren?

Die etwaige Anwesenheit eines zellulären Zentrums in den Guanophoren, das bei anderen Chromatophoren der Reptilienhaut, den Melanophoren und Allophoren, den Richtpunkt der intrazellulären Körnchenströmung abgibt, veranlasst mich, hier schon die Frage aufzuwerfen, ob den Guanophoren Bewegungserscheinungen, seien es nun intrazelluläre Pigmentverschiebungen bei Erhaltung der Zellform oder amöboide Beweglichkeit unter Formveränderung der Zelle, zukommen. Da positive Beobachtungen am lebenden Material mir nie gelangen, muss sich die Beantwortung auf eine Erörterung der morphologischen Tatsachen, die hier Aufschluss geben könnten, beschränken. Während nun die Melanophoren durch die charakteristischen und gesetzmässigen Unterschiede in der Verteilung ihres granulären Inhaltes schon allein aus der Betrachtung der im fixierten Präparat festgehaltenen Zustände mit Sicherheit auf intrazelluläre Bewegungserscheinungen schliessen lassen, führt eine solche Erwägung hinsichtlich der Guanophoren zu einem negativen Ergebnis. Gegen intrazelluläre Körnchenströmungen in den Guanophoren spricht vor allem die stets gleichmässige Verteilung des kristallinen Inhalts im Zelleib; nie gewahrt man an den Guanophoren eine Anhäufung des Guanins im Zentrum der Zelle oder umgekehrt bei Entleerung des Zentrums in den Ausläufern. Und wenn auch, trotz dieser mangelnden Beobachtungen, eine intrazelluläre Körnchenströmung immer noch bei Guanophoren mit regellos gelagerten Guaninkriställchen denkbar bliebe, so erscheint sie doch vollkommen ausgeschlossen bei den Lacertidenguanophoren: deren besondere Schichtung könnte natürlich bei intrazellulären Strömungen des schichtenbildenden Materials nicht erhalten bleiben. Aus dem gleichen Grunde sind auch amöboide Bewegungen bei den Lacertidenguanophoren vollkommen ausgeschlossen und dass sie ebenfalls den Guanophoren mit regellos gelagertem kristallinen Inhalt fehlen, zeigt die Tatsache, dass nie abgekugelte Guanophoren beobachtet wurden, sondern immer stellen sie verästelte Zellen dar.

Schon früher hatte ich mich aus ähnlichen Gründen gegen irgendwelche Bewegungserscheinungen an den Guanophoren aus-

gesprochen (W.J.Schmidt 1912 a, S. 194, 1913, S. 393). Doch veranlassten mich gewisse Feststellungen bei den Guanophoren von *Teratoscincus*, für diese Form die Möglichkeit einer Ausnahme, also Bewegungsfähigkeit, zuzulassen (W.J.Schmidt 1913, S. 393). Die Guanophoren von *Teratoscincus* sind sehr stark und unregelmässig verästelte Zellen mit dünnen Ausläufern (Textfig. 14a) und schwach ausgeprägtem zentralen Zellteil. Bei zahlreichen dieser Zellen erscheinen die Ausläufer nicht kontinuierlich, sondern in eine Reihe tropfenartiger Stücke zerfallen, wie ich es a. a. O. mit einer Abbildung belegte und auch hier nochmals von einer anderen Zelle zur Darstellung bringe (Textfig. 14b). Da ein solcher Zustand bei Melanophoren durch Pigmentmassen verursacht gilt, die bei der Pigmentballung in den Ausläufern zurückblieben, so wies ich auf diese Deutung zur Erklärung des eigentümlichen Bildes hin. Wenn nun auch, da die geschilderten Beobachtungen an Totalpräparaten der platten, sehr dünnen Schuppen von *Teratoscincus* angestellt wurden, der Einwand von Fuchs (1914, S. 1592) hinfällig wird, es könne ein solches Bild dadurch entstehen, dass die Fortsätze geschlängelt seien und nicht ganz in die Ebene des Schnittes fielen, so stimme ich doch diesem Autor darin bei, dass „unsere bisherigen Kenntnisse nicht dazu berechtigen, „eine Beweglichkeit“ des Inhalts der Guanophoren bei den Reptilien anzunehmen, solange nicht neue eindeutige Beobachtungen bekannt werden“. Das eigenartige Bild bei *Teratoscincus* ist dann vielleicht so zu erklären, dass Teile der Guaninmassen in den Ausläufern nachträglich gelöst wurden — es stand mir nur konserviertes Material zur Verfügung — oder dass tat-



a Fig. 14 b
Guanophoren von *Teratoscincus*. Vergr. 230:1.

sächlich hier eine solch ungleichmässige Verteilung des Guanins in den Ausläufern besteht. Schliesslich sei nochmals bemerkt, dass ich an den Lacertidenguanophoren bei stundenlanger Kontrolle überlebenden Materials niemals irgendwelche Verlagerungen des kristallinen Inhalts oder überhaupt Bewegungserscheinungen wahrnehmen konnte.

e) Verhalten des kristallinen Inhaltes in polarisiertem Licht.

Was bisher über das Verhalten des kristallinen Guanophoreninhaltes in polarisiertem Licht bekannt war, ist schon früher (s. S. 201) zusammengestellt und beschränkt sich auf die Tatsache, dass die Guaninmassen doppelbrechend sind. Zunächst ist also die Untersuchung in polarisiertem Licht bei gekreuzten Nikols geeignet, leichter und sicherer die Verbreitung der Guanophoren, die Lagerung und Formverhältnisse ihrer kristallinen Einschlüsse festzustellen, im Zweifelsfall überhaupt Guanin von in gewöhnlichem Licht ähnlich erscheinenden granulären Massen zu unterscheiden und somit für die voraufgegangenen rein morphologischen Betrachtungen von nicht zu hoch veranschlagbarem Nutzen. Weiterhin aber gibt erst die eingehendere Beobachtung des Verhaltens in polarisiertem Licht die volle Sicherheit, dass die Guaninmassen Mikrokriställchen sind, wenn mir auch bei der winzigen Ausdehnung der Gebilde die genaue Erkennung der Kristallform, d. h. der Zugehörigkeit zu einem bestimmten Kristallsystem, nicht gelang. Ferner weisen die Beobachtungen in polarisiertem Licht darauf hin, dass in den Lacertidenguanophoren streckenweise eine gewisse gleichmässige Orientierung der einzelnen Guaninteilchen hinsichtlich ihrer optischen Achse besteht.

Guanophoren mit regellos gelagerten stäbchen- oder plättchenförmigen Guaninteilchen, wie die von *Gecko verticillatus*, *Emyda granosa* und *Uroplatus* zeigen zwischen gekreuzten Nikols immer eine grössere Anzahl von Stäbchen hell. Dreht man den Objektisch, so verdunkeln sich allmählich die zunächst sichtbar gewesenen Stäbchen bis zum schliesslichen Verschwinden, und neue Stäbchen tauchen auf. Genaueres Verfolgen dieser Erscheinung lehrt, dass die Stäbchen dann sichtbar sind, wenn ihre Längsrichtung $\pm 45^\circ$ zu den Polarisations-ebenen steht, dass sie dagegen ausgelöscht werden, wenn die Längsrichtung mit den Polarisations-ebenen der Nikols zusammenfällt. Die

Auslöschung ist also, soweit sich das ohne Anwendung weiterer Hilfsmittel feststellen lässt, gerade. Da nun bei einer Gesamtbetrachtung des Bildes diejenigen Stäbchen am meisten auffallen, die gemäss ihrer Lage zu den Polarisationssebenen gerade das Maximum der Helligkeit besitzen, so scheinen die Stäbchen eine sehr regelmässige Anordnung in zwei aufeinander senkrechten Richtungen zu besitzen. Dieses Verhalten erklärt sich eben daraus, dass in polarisiertem Licht immer nur ein Teil der Stäbchen jeweils sichtbar ist, wie ja auch die Betrachtung der gleichen Zelle in gewöhnlichem Licht erkennen lässt, dass keinerlei bestimmte Anordnung der Guaninteilchen besteht. Da bei Längsansicht des Stäbchens Aufhellung und Verdunkelung gleichmässig das ganze Stäbchen betrifft und zwar viermal bei einer Drehung des Objektisches um 360° eintritt, müssen die Stäbchen, unter Berücksichtigung der früher geschilderten Form, als Kriställchen betrachtet werden. Bei *Emyda granosa* konnte ich ein von dem vorher beschriebenen abweichendes Verhalten an den „breiten Stäbchen“, richtiger an den Plättchen in Flächenansicht feststellen: sie blieben bei Drehung des Objektisches um 360° stets dunkel, woraus geschlossen werden muss, dass in dieser Lage der Plättchen ihre optische Achse (die Richtung, in der keine Doppelbrechung stattfindet) mit der optischen Achse des Mikroskops zusammenfällt. Achsenbilder waren bei der geringen Grösse der Kriställchen nicht zu erhalten.

Die Farbe der Guaninkriställchen in polarisiertem Licht ist weisslich, vielleicht mit leichtem Schimmer ins Gelbliche; deutlich ausgesprochene Interferenzfarben zeigen sich jedenfalls bei den genannten Formen mit unregelmässiger Lagerung der Einzelteilchen nicht. Untersucht man mit eingelegtem Gipsplättchen Rot I. O., so erscheinen die Stäbchen in Additionsfarben (Blau II. O.), wenn ihre Längsachse mit der Richtung grösster Elastizität im Gipsplättchen zusammenfällt, in Subtraktionsfarben (Gelb I. O.) senkrecht dazu; in den dazwischen gelegenen Lagen nehmen sie die Übergangsfarben zwischen Blau II. O. und Gelb I. O. an.

Bei den Lacertidenguanophoren sind wegen ihrer geringen Grösse an den einzelnen Guaninteilchen keine Beobachtungen anzustellen. Doch zeigen die Zellen im ganzen oder wenigstens in grösseren Zellabschnitten verschiedene bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. Untersucht man die Zellen in Flächenansicht

unter starken Vergrößerungen zwischen gekreuzten Nikols, so erscheinen sie nur teilweise und meist in geringem Grade hell; selbst bei Drehung des Objektisches gelingt es nicht, alle Teile einer Zelle einmal zum Aufleuchten zu bringen. Daraus ist zu schliessen, dass die einzelnen Guaninteilchen in den Lacertidenguanophoren meist so gelagert sind, als wären sie Plättchen (siehe oben) in Flächenansicht. Dagegen leuchten die Querschnitte der Zellen, welche die Guaninschichten zeigen, im dunkeln Gesichtsfeld bei gewissen Stellungen stark auf, und hiermit in Übereinstimmung lässt sich umgekehrt auch meist an Zellen, die in Flächenansicht stark hell erscheinen, die Lamellierung der Zellen unterscheiden. Ferner zeigen die Querschnitte in gewisser Ausdehnung bei Drehung des Objektisches merklich, wenn auch nicht vollkommen gleichmässiges Hell- und Dunkelwerden. Diese Übereinstimmung der Auslöschungsrichtung in gewisser Ausdehnung innerhalb der Zelle setzt voraus, dass streckenweise eine hinsichtlich der optischen Verhältnisse gleichsinnige Anordnung der Guaninteilchen besteht, vergleichbar parallel gelagerten Guaninstäbchen.

f) Chemische Natur des kristallinen Inhaltes.

Hier seien einige Mitteilungen über die chemische Natur des kristallinen Guanophoreninhalts gegeben, den wir im vorigen kurzweg als Guanin bezeichnet haben. Der erste, der sich hierüber geäussert hat, war Leydig (1868, S. 31); er vermutete in dem „weissen, nicht irisierenden“ Pigment, wie es bei der Blindschleiche und den Nattern in grosser Ausdehnung über den Körper vorkomme (auch bei *Crotalus horridus*, S. 92), harnsaure Verbindungen und vergleicht das ihm verwandte „metallisch glänzende“ Pigment bei Amphibien, dessen Körnchen mitunter kristallinische Zuschärfung erkennen liessen, mit den irisierenden Plättchen des Metallglanzes bei Fischen, die eine Fortbildung dieser Elemente ins Grosse darstellten und nach Barreswil aus Guanin beständen. Diesen Mutmassungen gingen Ewald und Krukenberg (1882b, S. 254) nach und fanden zunächst die Doppelbrechung der bald kleineren, bald gröberen (bei der Salamanderlarve) länglichen, sehr stark lichtbrechenden, nicht deutlich kristallinen Körperchen, weiterhin ihre Löslichkeit in Säuren und Alkalien, die gegen Kalk und

Harnsäure spricht und den Verdacht auf Guanin erweckt. Bei *Platydactylus guttatus* war das Guanin unschwer durch die unten geschilderte Reaktion direkt nachzuweisen; auch ein Stück Chamäleonenhaut gab eine deutliche Reaktion auf Guanin. Im allgemeinen wurde die kreidige Masse durch Verdauen der umschliessenden Gewebsteile mit neutraler oder sehr schwach alkalischer Trypsinlösung isoliert, eventuell noch durch Schlämmen gereinigt, der mit Wasser ausgewaschene Rückstand mit verdünnter Salzsäure gekocht, die Lösung filtriert und das noch heisse Filtrat mit Ammoniak genau neutralisiert. Enthielt das Filtrat fast reines Guanin, so bildete sich in der verdünnten Flüssigkeit erst nach einiger Zeit ein Niederschlag; ein sofort entstehender wurde durch Filtration entfernt; er enthielt niemals nachweisbare Mengen von Guanin (bei *Elaphis*, *Tropidonotus*). Nach 1—2 Tagen hatte sich fast alles Guanin in mehr oder weniger deutlich ausgebildeten Drüsen von stark doppelbrechenden Kristallprismen ausgeschieden. Wurden hiervon Proben mit konzentrierter Salpetersäure zur Trockne verdampft und der Verdampfungsrückstand mit einem Tropfen Natronlauge benetzt, so färbte er sich rot und darauf, mit etwa 1 ccm Wasser übergossen und nochmals zum Sieden erhitzt, purpurrot, bisweilen blaviolett. Krukenbergs Guaninnachweis stützt sich also vornehmlich auf die Murexidprobe. Reich an Guanin erwies sich unter den Reptilien die Haut von *Chamaeleo vulgaris*, *Scincus officinalis*, weniger fand sich bei *Tropidonotus natrix* und einer brasilianischen Pythonart, gering war die Ausbeute bei *Elaphis*; bei *Callopeltis quadrilineatus* und bei verschiedenen Lacertidenarten blieben die Befunde völlig negativ, obwohl die mikroskopische Untersuchung Zellen mit kreidigem doppelbrechenden Inhalt erkennen liess; und es gelang dann auch später bei *Lacerta agilis* (S. 265) eine schwache, aber vollkommen deutliche Guaninreaktion, so dass mikroskopischer und chemischer Befund in Übereinklang stehen. Bei *Pseudopus* gelang Krukenberg der Nachweis nicht, doch muss ich dazu bemerken, dass auch dieser Form Guanophoren zukommen. Ferner wies Krukenberg das Guanin noch bei einigen Schlangen, *Coluber Aesculapii*, *Platyurus fasciatus* und *Leptophis liocerus* mit Sicherheit nach und zwar durch direktes Erwärmen der Hautstücke mit konzentrierter Salpetersäure bis zum Durchsichtigwerden der

weissen, kroidigen Stellen; wurden dann die Hautstücke entfernt, die Salpetersäure bis zur Trockne verdampft und die Probe mit Natronlauge angestellt, so fiel bei Gegenwart von Guanin die Farbenreaktion immer vollkommen rein aus. Später (1883, S. 154) gelang Krukenberg auch noch der Guaninnachweis bei *Coronella laevis*, ferner in der Kehlhaut bei *Emys europaea* und an den schuppenlosen Hautstellen, am Ober- und Unterkiefer eines jungen Alligators, was mit unserem mikroskopischen Guanophorennachweis bei Tieren dieser Gruppen (siehe S. 197) gut vereinbar ist.

Auch Keller (1895, S. 146) und ich (W. J. Schmidt 1912 a, S. 197) haben den Inhalt der Guanophoren bei *Chamaeleo* bzw. *Phelsuma* nach dem positiven Ausfall der Murexidprobe als Guanin angesprochen, doch hebt Fuchs (1914, S. 1602) hervor, dass diese Reaktion für Guanin nicht charakteristisch ist, weil das Xanthin das gleiche Verhalten zeigt. Allerdings bemerkt schon Krukenberg (1882 b, S. 260), dass die Leichtigkeit, mit der sich namentlich der gelbe Nitrokörper bildet, gegen Xanthin und Hypoxanthin spricht. Auch liess sich mit speziellen Methoden (bei *Lacerta* und *Callopeltis*, wo allerdings weder Guanin noch Harnsäure nachzuweisen war, aber nach dem mikroskopischen Befund sicher im ersten Fall Guanophoren vorliegen), kein Hypoxanthin feststellen. Da nun ein Unterschied des Guanins gegenüber Xanthin und Hypoxanthin in der Schwerlöslichkeit des Guanins in konzentriertem überschüssigem Ammoniak besteht (Biochem. Handlexik., Bd. IV, S. 1029 u. 1042), so habe ich die Löslichkeit des kristallinen Guanophoreninhalts unter diesen Bedingungen einer erneuten Prüfung unterzogen. Es ergab sich, dass konzentriertes Ammoniak in sieben Stunden den kristallinen Inhalt der Guanophoren nicht ganz und überall zu lösen vermochte, während Kalilauge die in Rede stehende Substanz sehr rasch löste (Hautstücke von *Phelsuma madagascariense*). Ferner habe ich aus der Haut von *Phelsuma* einen Auszug mit verdünnter Salzsäure unter gelindem Erwärmen hergestellt, der, zur Trockne verdampft, einen gelblichen Rückstand hinterliess, von dem Proben intensive Murexidreaktion gaben. Dieser Rückstand zeigte, mit verdünnter Salzsäure aufgelöst, bei Zusatz von konzentrierter Pikrinsäure sofort einen Niederschlag, der mikroskopisch ausser anderen Kristallen (wohl von Pikrinsäure und

Guanin), die pinselförmigen Büschel feiner Nadeln erkennen liess, die dem Guaninpikrat zukommen (Biochem. Handlexikon). Somit scheint doch hinsichtlich der Möglichkeit, dass Guanin oder Xanthin im Guanophoreninhalt enthalten ist, für den letzten Körper nur wenig Wahrscheinlichkeit vorzuliegen.

Krukenberg (1882 b, S. 261) hat auch der Frage Aufmerksamkeit geschenkt, ob eventuell ans Guanin Kalk gebunden ist. Bei dem durch Verdauung gewonnenen, ziemlich reinen Präparat vom Chamäleon wurde der Verdauungsrückstand verascht, die Asche mit starker Schwefelsäure längere Zeit stehen gelassen und alsdann mikroskopisch auf Gipskristalle geprüft. Diese sehr empfindliche Methode lieferte ein völlig negatives Ergebnis und Krukenberg zieht daraus den Schluss, dass wenigstens in der Haut des Chamäleons das Guanin als solches und nicht als Guaninkalk präformiert vorkommt. Keller dagegen (1895, S. 146) sprach den Guanophoreninhalt des Chamäleons als Guaninkalk an, ohne hierfür besondere Beweise zu erbringen, sondern einzig nach Analogie mit den irisierenden Plättchen der Fische; auch Thilenius (1897, S. 518) bezeichnet das „weisse Pigment“ als Guaninkalk. Nun geht aber aus der Darstellung der einschlägigen Beobachtungen bei Fuchs (1914, S. 1414) hervor, dass auch für die Fische der sichere Nachweis von Guaninkalk nicht erbracht ist; vielmehr kommt dieser Autor zum Endergebnis, dass der Kalk wahrscheinlich eine zufällige Beimengung darstellt. Unter solchen Umständen kann ich auch meiner Beobachtung (W. J. Schmidt, 1912 a, S. 197), dass beim Zusatz von Schwefelsäure zu Hautstückchen von *Phelsuma* Kristalle auftreten, die ich damals als Gips deutete, keinen Wert mehr beimessen; wäre es doch möglich, dass diese Kristalle Guaninsulfat sind, und auch wenn es sich um Gips handelte, könnte das Calcium, wie Fuchs mit Recht betont (1914, S. 1602), aus anderen Verbindungen herkommen, da ganze Hautstücke zur Reaktion verwendet wurden.

Keller (1895, S. 146) berichtet von den Guanophoren des Chamäleons, ihre Körnchen seien in Säuren unter Gasbildung löslich, was immerhin für einen Kalkgehalt sprechen würde. Bei *Phelsuma* konnte ich (W. J. Schmidt 1912 a, S. 197) keine Entwicklung von Gasbläschen beim Lösen des Inhalts beobachten. In gleicher Richtung zielende, neuere Versuche bei *Lacerta*

muralis blieben ebenfalls ohne Erfolg. Beim Zusatz von Salzsäure zu (in Alkohol konservierten) Stückchen des Hinterrandes von Bauchschuppen, die genau die Guanophoren zu beobachten gestatten, schmilzt der kristallinische Inhalt alsbald unter Dunkelwerden zu kugeligen oder mehr unregelmässigen, kleinen Massen zusammen, die bei stärkeren Vergrösserungen, vor allem, wenn die Säurewirkung langsam erfolgte, deutlich eine Zusammensetzung aus Kristallen erkennen lassen (Textfig. 15), die manchmal beträchtliche Grösse erreichen (Guaninchlorid?). Dieses intermediäre Produkt geht bei längerer Einwirkung der Säure in Lösung. Ähnliches lässt sich auch bei Anwendung von Schwefelsäure beobachten. Neumann (1909, S. 571), der den Inhalt von Amphibienguanophoren (vor allem im Bauchfell des Frosches) als scharfeckige, rhombische Täfelchen, von mehr quadratischer oder gewöhnlich länglicher Form mit stärker abgestutzten Enden nachwies, sah ihn bei Zusatz von Salzsäure verschwinden „oft unter Auftreten grösserer prismatischer Kristalle und Kristallbündel“. Schliesslich sei noch bemerkt, dass Essigsäure, die den Inhalt der Guanophoren nicht zu lösen vermag, auch keine Gasbildung hervorruft.

Unsere bisherigen Kenntnisse von der chemischen Natur des kristallinischen Guanophorenhaltendes weisen demnach darauf hin, dass er aus Guanin — nicht aus Xanthin — besteht und auch keinen Kalk enthält.

g) Strukturfarben.

Wie schon mehrfach hervorgehoben, spielen die Guanophoren eine wichtige Rolle bei der Erzeugung der blauen und im Verein mit den Lipophoren auch der grünen Farbe der Haut. Wie dieses Strukturblau der Guanophoren bei auffallendem Licht zustande kommt, darüber herrscht noch keine volle Einigkeit, indem sich die einen Autoren für Interferenzerscheinungen, die

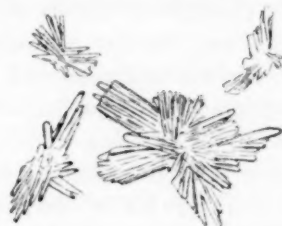


Fig. 15.

Kristalldrusen, entstanden aus dem Guanophorenhalt einer Bauchschuppe von *Lacerta vivipara* nach kurzer Behandlung mit verdünnter Salzsäure. Vergr. 400:1.

anderen für die Farbenentstehung nach dem Prinzip trüber Medien entschieden haben. Da die einschlägigen Verhältnisse in neuerer Zeit bei Keller (1895, S. 152f), mir (W. J. Schmidt 1912a, S. 197f.) und Fuchs (1914, S. 1593 und 1598) schon eine eingehende Darstellung erfahren haben, möchte ich mich hier auf die Besprechung einiger Punkte beschränken, die in meiner früheren Darstellung nicht scharf genug hervortreten oder mit den in dieser Arbeit dargelegten neueren Beobachtungen zusammenhängen.

Dass die Guanophoren fähig sind, bei auffallendem Licht und Anwesenheit eines schwarzen Hintergrundes Blau als Interferenzfarbe zu erzeugen, scheint mir aus folgenden Beobachtungen mit Sicherheit hervorzugehen. Erstens hängt bei manchen Formen die Nuance der blauen Farbe vom Einfallswinkel des Lichtes ab. DeGrijs (Werner 1913, S. 27) berichtet von *Phelsuma madagascariense*, dass in der Richtung des einfallenden Lichtstrahls gesehen, die Farbe rein gelbgrün ist, gegen das Licht gesehen blaugrün, der Schwanz leuchtend hellblau. Diese Beobachtung kann ich für Alkoholmaterial der gleichen Art, ferner für Balsampräparate von Hautstücken von *Calotes jubatus* und *Lygosoma smaragdinum* bestätigen: in der Richtung des einfallenden Lichtes gesehen ist der Farbenton mehr oder minder deutlich grün, gegen das Licht betrachtet, blau. Eine solche Erscheinung weist doch wohl auf Schillerfarben hin. Zweitens sieht man bei der Betrachtung solcher Präparate unter dem Mikroskop, wie ich auch schon früher (W. J. Schmidt 1912a, S. 202) betont habe, einzelne Teilchen des Guanophoreninhaltes in goldig grünen Lichtfünkchen geradezu aufblitzen: die Intensität dieser Farben spricht von vornherein gegen ihre Entstehung nach dem Prinzip der Farben trüber Medien; auch geht ja bei Farben trüber Medien die Farbe mit dem (bei mikroskopischer Betrachtung) Kenntlichwerden der Strukturteile verloren, weil sie eine Gesamtwirkung zahlreicher Teilchen darstellt. Drittens zeigen die Guanophoren auch bei durchfallendem Licht verschiedene Interferenzfarben: wenn solche aber auftreten, sind sie die Komplementärfarben zu den im auffallenden Licht sichtbaren (W. J. Schmidt 1912a, S. 196). Eine solche Beziehung ist aber für die Farben dünner Blättchen typisch. Wenn Keller (1895, S. 156) betont, dass die Inter-

ferenzanschauung sich auf den Fall zurückziehen müsse, dass die Teilchen parellelflächig seien, so bedeutet das nach unserer Feststellung (siehe S. 205) von der plättchenartigen Form der Guaninteilchen keinen Einwand mehr, und wenn er weiter fordert, dass die Dicke der Teilchen $0,1 \mu$ nicht überschreite, so dürfte auch dieser Bedingung in vielen Fällen Genüge geleistet sein; denn gerade die sehr feinkörnigen Guanophoren, die selbst bei den stärksten Vergrößerungen fast homogen erscheinen, erzeugen die schönsten blauen Farben (W. J. Schmidt 1912a, S. 195).

Wenn ich somit der Interferenz bei der Erzeugung der blauen Farbe eine wichtige Rolle zusprechen möchte, so soll damit die Wirkung der Guaninteilchen als trübender Partikelchen vor einem dunklen Hintergrund nicht unterschätzt werden (solche Teilchen reflektieren überwiegend kurzwelliges, blaues Licht und lassen langwelliges hindurchtreten, das dann von dem dunklen Hintergrund absorbiert wird); denn man begegnet auch blauen Hautstellen, die nicht die aufblitzenden Farbenfünkchen unter dem Mikroskop erkennen lassen, sondern matter und gleichmässig blau gefärbt erscheinen. So glaube ich denn, dass die beiden Faktoren an der Erzeugung der blauen Farbe beteiligt sind und es darauf ankommt, in jedem einzelnen Fall ihren Anteil an der Farbgebung festzustellen.

Werden die Guaninteilchen grösser, so vermögen sie nicht mehr Blau zu erzeugen, wie ich denn niemals an Zellen mit leicht kenntlichen kristallinen Einschlüssen diese Farbe in auffallendem Licht beobachtete; vielmehr bieten solche Zellen insgesamt weissliches Aussehen dar.

Die grüne Farbe kommt in der Regel dadurch zustande, dass Lipophoren über blau erscheinenden Guanophoren gelagert sind. Doch sah ich bei Alkoholmaterial von *Phelsuma madagascariense* (W. J. Schmidt 1912a, S. 204) eine grasgrüne Farbe erhalten, die in diesem Falle nicht der Beteiligung von Lipophoren zugeschrieben werden kann. Damals war ich geneigt, dieses Verhalten als durch die Guanophoren allein verursacht zu betrachten, was bei der Auffassung der Farbe als Interferenzfarbe wohl möglich ist; indessen halte ich doch nicht für ausgeschlossen, dass hier die gelb gefärbte Epidermis die Lipophoren vertrat (vgl. auch S. 112). Immerhin sei in diesem Zusammenhang erwähnt, dass Pouchet (1876, S. 58) bei Fröschen ähnliches

beobachtete: les iridocytes qui sont bleus ou violets à la lumière transmise, offrent très souvent par eux mêmes et en dehors de toute combinaison de pigment, un reflet nettement vert.

VI. Erklärungsversuche der intrazellulären Bewegung der Pigmentgranula.

Obwohl schon Leydig (1868, S. 74) bei *Lacerta vivipara* beobachtete, dass Melanophoren, die in der vom lebenden Tier genommenen Haut als kugelige, schwarze Flecken erschienen, beim Übertragen in Glyzerin zu weit und zierlich verästelten Gebilden wurden, ist es bis jetzt noch niemanden geglückt, die Einzelheiten der Pigmentverlagerung in Melanophoren (und Allophoren) der Reptilien am lebenden Objekt zu verfolgen. Doch kann es nach Befunden am fixierten Material keinem Zweifel unterliegen, dass gerade so wie bei den Melanophoren der Fische, Amphibien und den Farbzellen der Krebse auch bei den Reptilien Ausbreitung und Ballung des Pigments auf intrazellulärer Körnchenströmung beruht. Der Nachweis pigmentfreier Zellausläufer, das Hervorragen von Kernen aus der Pigmentmasse, das Zurückbleiben von Pigmentmassen im Umkreis des zentral geballten Pigments ohne direkte Verbindung mit diesem, zwingt auch bei Reptilien zur Annahme der Unveränderlichkeit der Zellform und der wechselnden Verteilung der Pigmentgranula im Zelleib. Die letzte lässt sich ja in manchen Fällen ohne weiteres aus dem Verhalten des Pigments im Umkreis der Sphäre ablesen (vgl. S. 128). So haben denn schon Brücke (1851 [S. 198]) und von späteren Autoren Keller (1895), Thilenius (1897), Carlton (1904), Parker (1906) und Schmidt (1911) sich gegen amöboide Beweglichkeit der Zelle¹⁾, also gegen Einziehen und Ausstrecken der

¹⁾ Bei *Geckolepis* (W. J. Schmidt 1911, S. 346) hatte ich beobachtet, dass der zentrale Zellteil bei der Ballung des Pigments mehr kugelig, bei der Ausbreitung flacher erscheint. Fuchs (1914, S. 1596) scheint mich aber missverstanden zu haben, wenn er sagt: „Allerdings muss ich gegenüber Schmidt betonen, dass die von ihm beobachteten Formveränderungen der Zellen keinen Beweis dafür bieten, dass sie als aktive Kontraktionserscheinungen zu betrachten sind.“ Eine solche Deutung lag mir fern; vielmehr habe ich (a. a. O. S. 346–347) diese Formveränderung der Zellen rein volumetrisch aus der jeweiligen Lage der Pigmentmassen erklärt und sogar

Ausläufer bei den Reptilienmelanophoren ausgesprochen und eine intrazelluläre Körnchenströmung angenommen. Auch die vorliegende Untersuchung bot ja reichlich Gelegenheit, sich von der Richtigkeit dieser Auffassung zu überzeugen. Wenn so das Gesamtergebnis dieser Beobachtungen zweifellos zeigt, „dass für das Zustandekommen des Farbenwechsels die Pigmentströmungen in der Zelle selbst die Hauptsache sind“ (Fuchs 1914, S. 1596), so schliesst das nicht aus, dass unter Umständen die Ausläufer eingezogen werden können, wie bei der Mitose der intrapithelialen Melanophoren der Salamanderlarven (Zimmermann 1890, S. 604 f.), oder Formveränderungen an ihnen eintreten (Flemming 1890, S. 281); setzt doch auch das von uns angenommene Einwandern der Melanophoren in die Epidermis und ihre teilweise Rückwanderung in die Kutis (vgl. S. 154) zum mindesten für die Jugendstadien der Melanophoren amöboide Beweglichkeit voraus. Auch scheinen Winklers Befunde (1910, S. 260) für die Möglichkeit einer Neubildung von Zellausläufern zu sprechen.

Bei der eingehenden Analyse, welche die Mechanik der Pseudopodienbewegung (vor allem durch Rhumbler) erfahren hat, möchte man fast bedauern, dass diese Erklärungsmöglichkeit für die Pigmentverlagerungen ausgeschlossen ist. Die Beantwortung der Frage: Wie kommen die intrazellulären Körnchenströmungen zustande, ist in sehr verschiedener Weise erfolgt. Von einer Theorie der intrazellulären Körnchenbewegung muss man billigerweise verlangen, dass sie zum mindesten auf die Melanophoren sämtlicher hier in Frage kommender Wirbeltierklassen anwendbar ist, da es sich bei allen offenbar um die gleiche Zellform mit gleicher Verrichtung handelt.

Der Äusserung Parkers (1906), die Körnchenbewegung in den Melanophoren beruhe auf positivem intrazellulärem Phototropismus, hält Fuchs (1914, S. 1596) mit Recht entgegen, dass sie keine Vorstellung über das Wesen der Bewegungserscheinung verschafft und nur für Pigmentverschiebung infolge Lichtreizen verantwortlich gemacht werden könne.

die gleiche Deutung auf eine Beobachtung Zimmermanns (1893, S. 77) ausgedehnt, der die Verschmälerung der Ausläufer an pigmentfreien Stellen vielleicht auf ihre „Kontraktion“ der Quere nach zurückgeführt wissen möchte.

Auch wird man sich wenig mit Theorien befreunden können, welche den Pigmentkörnchen selbst die Fähigkeit aktiver Bewegung zusprechen (Kahn und Lieben 1907, S. 110, für die Melanophoren der Amphibien, Degner 1912, S. 32, für die Farbzellen der Krebse); denn eine „aktive“ Bewegung setzt immer Bewegungsmechanismen voraus und Eigenbewegungen kleiner Körnchen, die für die Erklärung der beobachteten Phänomene in Frage kämen, sind uns völlig unbekannt (vgl. hierzu Rhumbler 1900a, S. 35—38). Um Brownsche Molekularbewegung kann es sich bei der Bewegung der Pigmentkörnchen nicht handeln: Ballowitz (1914, S. 196) hebt ausdrücklich die Unterschiede der Pigmentströmung gegenüber dieser hervor. So lehnen denn auch Biedermann (1909, S. 95) und Ballowitz (1914, S. 197) eine aktive Bewegungsfähigkeit der Pigmentkörnchen ab. Wenn ich den gleichen Standpunkt teile, soll damit aber keineswegs gesagt sein, dass Form, Grösse und Substanz der Körnchen für die Art ihrer Bewegung ganz gleichgültig wären (siehe S. 244).

Heidenhain (1911), der die „Kontraktilität“ amöboider Plasmen durch die Entstehung „kleinster Kontraktionswellen“ erklären möchte (S. 671), wendet das gleiche Prinzip auf die Melanophoren an. Er betrachtet (S. 1038f.) die zarte Längsstreifung, die an den pigmentfrei gewordenen Ausläufern von Fischmelanophoren zuerst von Solger und Zimmermann beobachtet wurde, als aktiv wirksames Element bei der Körnchenbewegung. An diesen Fasern einer Sphärenstrahlung, vergleichbar jener in den Leukozyten des Salamanders, sollen bei der Innervierung der Chromatophoren massenhaft kleinste Kontraktionswellen auftreten, ähnlich wie man über ausgeschnittene Käfermuskeln kurze Kontraktionswellen hinweglaufen sieht. Diese Wellen treiben die Granula vor sich her, sei es, dass die Granula in den Fasern selbst liegen, sei es, dass sie zwischen ihnen liegen und durch die Verengerung der Interstitien bei der Wellenbildung vorwärts geschoben werden. Laufen die kleinsten Kontraktionswellen zentralwärts ab, so erfolgt Ballung, verlaufen sie entgegengesetzt, Ausbreitung des Pigments.

Die Theorie Heidenhains ist mit den Begriffen dieses Autors über Bau und Aggregatzustand des Plasmas derart verquickt, dass ihre eingehende Kritik auch hiermit sich befassen müsste, was

an dieser Stelle nicht angeht. Ich muss mich daher auf einige Hinweise beschränken. Heidenhain hat augenscheinlich das Bestreben, den mobilen Plasmen eine fibrilläre Struktur zuzusprechen und so setzt er die an Plasmafäden (Zellen der Kürbishaare) beobachteten Verdickungswellen in Parallele mit den Kontraktionswellen der Myofibrillen. Meiner Auffassung nach sind aber Plasmafäden flüssig und die an ihnen auftretenden und ablaufenden Verdickungen stärkere Ansammlungen leichter flüssigen Plasmas, physikalisch etwa vergleichbar den tropfenartigen Anschwellungen, die über einen dünnen Speichelfaden hinweglaufen können. Solche Verdickungswellen sind also mit einem Massentransport den Faden entlang verbunden, im Gegensatz zu den Kontraktionswellen einer (festen) Myofibrille. Während ein an beiden Enden fixierter Plasmafaden derartige Verdickungen bilden kann, ohne sich zu verkürzen (wobei, wenn keine neue Plasmamasse zugeführt wird, die Dicke des Fadens entsprechend der zur Bildung der „Welle“ nötigen Substanzmenge an gewissen Strecken abnehmen muss), geht bei Myofibrillen Dickenzunahme und Verkürzung stets Hand in Hand. Plasmafäden und Myofibrillen bieten also meiner Ansicht nach in diesem Punkte ganz verschiedenes Verhalten dar. Nehmen wir nun an, dass die Fasern echte Plasmafäden sind, deren Verdickungen durch einen Transport von Plasma bedingt sind, so müsste bei der Pigmentballung im Extrem Plasma aus den Ausläufern abströmen, was einer Einziehung oder wenigstens Verkürzung der Ausläufer gleichkäme; andererseits würde das massenhafte Auftreten von Kontraktionswellen an einem myofibrillenartigen Faden nur mit einer Verkürzung desselben vereinbar sein, die ebenfalls ein Kürzerwerden der Ausläufer hervorrufen müsste. Das widerspricht aber Heidenhains Voraussetzungen und den Tatsachen.

Mit der Heidenhainschen Theorie besitzt die von Ballowitz manche Berührungspunkte; allerdings ist sie nicht aus Erwägungen theoretischer Art erwachsen, sondern schmiegt sich eng den hochinteressanten Beobachtungen dieses Autors an den lebenden Farbzellen der Knochenfische an.

Auf Grund von Beobachtungen am lebenden Objekt (Hirnhaut der Gobiiden [Melanophoren]) hat Ballowitz (zunächst 1913a, S. 114f.) die Überzeugung gewonnen, „dass das Chro-

matophorenprotoplasma von vielen, vielen feinsten radiär verlaufenden Kanälchen durchzogen ist, welche unter sich anastomosieren. In diesen Kanälchen strömt mit wenig plasmatischer Flüssigkeit das Pigment. Die überaus zarte Wandung dieser Kanälchen ist protoplasmatisch und lebhaft kontraktile. Durch die Kontraktionen dieses Wandungsprotoplasmas werden die Pigmentströmungen erzeugt.“ Hinsichtlich des Bildes der Pigmentströmung hebt Ballowitz (a. a. O.) zunächst hervor, „dass sich das Pigment nur in dem völlig zusammengeballten Zustand in Ruhe¹⁾ befindet. Ist es dagegen ausgeströmt, so zeigt es in allen diesen Phasen die lebhafteste Bewegung, auch in der Endphase des maximal ausgebreiteten Pigments“ (siehe dagegen S. 231). Die Pigmentbewegung findet in streng radiären Körnchenreihen innerhalb der feinen Radiärkanälchen statt, die Bewegung ist eine eigenartig zuckende, absatzweise erfolgende. Dabei strömen die einen Pigmentreihen zentrifugal, die anderen dicht daneben befindlichen genau entgegengesetzt zentripetal; auch kann die Richtung sich ändern. „Dies erkläre ich mir dadurch“, sagt Ballowitz, „dass das Wandungsprotoplasma der einzelnen röhrenartigen Kanälchen selbständig kontraktile ist. Befindet sich das Pigment in den Übergangsphasen zwischen den beiden Extremen, so tritt an den jetzt gekürzten Enden der Pigmentfortsätze²⁾ ein ganz merkwürdiges, einzig dastehendes Phänomen auf, welches ich als Kugelspiel oder Körnchentanz der Pigmentkörnchen bezeichnet habe. Nur an den Enden der verkürzten Pigmentfortsätze, niemals an ihren Rändern, schnellen nämlich überall Körnchen und kurze Stückchen der Körnerreihen hervor, fließen wieder zurück, kommen wieder, halten auch etwas inne Alle diese Körnchen bewegen sich aber streng radiär und kehren immer wieder zum Ausgangspunkt oder doch in dessen Nähe zurück. Dieses radiäre Jonglieren der Pigmentkörnchen ist meiner Ansicht nach nur dadurch zu erklären, dass sich radiäre Kanälchen in dem Protoplasma vorfinden, in welche die Körnchen hineinschnellen, wenn

¹⁾ Der gesperrte Druck innerhalb des Zitates ist von mir veranlasst. Sch.

²⁾ Über den Sinn der Bezeichnung Pigmentfortsätze = Pigmentarme vgl. S. 124.

die Kanälchenwandungen teilweise erschlaffen, und aus welchen sie herausgetrieben werden, wenn die Wandungen sich auch nur minimal und zuckend kontrahieren. Ausser diesen strömenden, durch partielle, überall stattfindende Kontraktionen des Wandungsprotoplasmas verursachten Bewegungen ist das Chromatophorenprotoplasma noch einer anderen totalen Kontraktion fähig. Das gesamte Protoplasma der Fortsätze kann sich nämlich von der Peripherie gegen den Zentralteil der Chromatophoren hin der Quere nach kontrahieren und so die gesamte Pigmentmasse vor sich her treiben und gegen das Zentrum zusammenballen. Dabei erschlafft der zentrale, die Sphäre beherbergende Teil des Chromatophors und füllt sich in seinen sich erweiternden Kanälchen mit den Pigmentkörnchen. Andererseits, wenn das Pigment zentralwärts zusammengeballt ist, kann das Protoplasma dieses Zentralteils sich kontrahieren, während das Protoplasma der Fortsätze erschlafft. Dadurch wird alsdann die Pigmentmasse aus dem Zentralteil wieder in die Radiärkanälchen der Fortsätze hineingetrieben, das Pigment breitet sich aus. Beide Bewegungen können äusserst schnell, momentan oder fast momentan, erfolgen. . . .⁴

Später hat Ballowitz (1913 b, 1914 a; b, c) die Tatsachen und ihre theoretische Ausdeutung eingehender dargestellt, ferner sich über das morphologische Bild der Kanälchen geäussert, von denen er in der ersten Mitteilung (1913 a, S. 114) nur kurz erwähnt, es sei ihm gelungen, auch die Wandungen optisch nachzuweisen. Um nicht gar zu viel Raum in Anspruch zu nehmen, kann aus diesen späteren Arbeiten nur folgendes hervorgehoben werden. Bei der Untersuchung der Erythrophoren (= Lipophoren mit rotem Pigment) von *Mullus* fand Ballowitz (1913 b, S. 296) im allgemeinen dieselben Bewegungserscheinungen wie an den Melanophoren, nur dass die Totalkontraktionen des Protoplasmas, die zur Ausbreitung und Ballung der Pigmentkörnchen führten, noch weit schneller und lebhafter erfolgen als bei den Schwarzzellen, so dass (S. 298) sich auf das genaueste feststellen lässt, dass die Form der Zelle bei jedesmaliger Pigmentausbreitung stets dieselbe bleibt. Der Kern (S. 299) wird nicht im geringsten durch die schnellen Pigmentverschiebungen in Lage und Form beeinflusst. Die Bewegung der Pigmentkörnchen findet auch hier in streng radiären Reihen

statt durch zentrifugale und zentripetale Bewegung der Körnchen (S. 300—301) und zwar ist sie am lebhaftesten bei der beginnenden Ausbreitung. Ebenfalls der „Körnchentanz“ zeigt sich bei nicht maximal ausgebreitetem Pigment wie bei den Melanophoren. Alle diese Bewegungsphänomene führt Ballowitz (S. 302) auf die Kontraktilität der protoplasmatischen Kanälchen zurück, deren erschlaffte Wandung dehnbar ist, da auch gröbere Körnchen die Kanälchen passieren. Hinsichtlich des Körnchentanzes sagt Ballowitz (S. 302) etwas eingehender: „Bleiben die peripherischen Enden der Fortsätze kontrahiert oder genügt bei erlahmender Bewegung der zentrale Druck nicht mehr, um die Körnchen ganz an die Peripherie zu treiben, so entsteht an den peripherischen Enden der „Körnchentanz“, das radiäre Jonglieren der Körnchen in den Radiärkanälchen. Bei völlig ausgebreitetem Pigment muss dagegen der Körnchentanz fehlen, wie es in der Tat der Fall ist, da alsdann die Kanälchen erfüllt sind und kein Platz zum Hervorschnellen mehr in ihnen vorhanden ist“. An dem frischen Objekt sah Ballowitz (S. 303) alsbald nach der Zusammenballung und dem Absterben der Zellen des öfteren einige derbe, schmale, radiäre Streifen, die in der Richtung der Fortsätze von der Pigmentscheibe ausstrahlten und der Begrenzung der Fortsätze zu entsprechen schienen; ferner erhielt er bei genauer Einstellung der meist nur spärlichen Pigmentreihen, welche an der oberen und unteren Fläche des Kernes über letzteren in radiärer Richtung hinweggleiten, oft den bestimmten Eindruck, dass äusserst feine Linien radiär über den Kern hinwegziehen und schmale helle Räume begrenzen, die etwa die Breite der Pigmentkörnchen haben und in denen die Körnchen strömen. Dies schien Ballowitz der optische Ausdruck der Kanälchenstruktur des Protoplasmas zu sein.

Weitere Einzelheiten finden sich bei Ballowitz (1914a), neben der Wiederholung des vorstehend Mitgeteilten. „Kontrahiert sich das Wandungsplasma (der Kanälchen) in der Quere nach verlaufenden Kontraktionswellen von der Peripherie gegen das Zentrum, so strömt das Pigment zentralwärts; alsdann erschlafft das Kanälchenprotoplasma der zentralen Scheibe und wird durch das einströmende Pigment ausgedehnt“ (S. 185). Da nach aussen an den Zellfortsätzen eine wesentlich keilförmige

Verbreiterung eintritt, müssen hier auch mehr Kanälchen vorhanden sein als an den schmalen inneren Teilen, was Ballowitz (S. 187) zur Annahme einer reichlicheren Verästelung und Anastomose der Kanälchen veranlasst. Für Anastomose der Kanälchen soll weiter sprechen, dass strömende Körnchenreihen stets an ein und derselben Stelle ineinander übergängen. „Auch in der Scheibe selbst bis in die unmittelbare Nähe des hellen Sphärenfleckes besteht bei expandiertem Pigment eine reguläre Körnchenströmung Sogar in die Sphäre selbst können sich Körnchen hineinbewegen und von der einen zur anderen Seite vordringen. Hier schien mir eine mehr netzartige Kanalisierung vorzuliegen“ (S. 188). Ferner (S. 190) bemerkt Ballowitz in betreff der Totalkontraktion an den Chromatophoren, dass eine peristaltische Zusammenschnürung der Zellarme der Quere nach stattfinden soll: „Geschieht die Zusammenschnürung der Arme von der Peripherie gegen das Zentrum hin, so wird aus sämtlichen Kanälchen eines resp. aller Arme das gesamte oder doch das meiste Melanin zentralwärts gepresst. Dabei erschlafft das kanalisierte Protoplasma der zentralen Scheibe, seine ausgedehnten Kanäle füllen sich dicht mit den Pigmentkörnchen, und es tritt so Ballung des Pigmentes ein. Kontrahiert sich umgekehrt bei Beginn der Ausbreitung des Pigmentes das Protoplasma der Scheibe, so wird die vorher zusammengeballte Körnchenmasse in die zunächst erschlaffenden Zellarme hineingedrückt und oft so gewaltsam hineingeworfen, dass sie sich an der äussersten Peripherie besonders anhäuft und diese ganz dunkel färbt, während das Zentrum heller erscheint....“ Die Kontraktion der mit Pigmentkörnchen vollgestopften Chromatophorenscheibe im Ballungszustand des Pigments stellt sich Ballowitz (S. 191) in der Weise vor, dass die radiären Protoplasmafäden, die von der im Zentrum der Scheibe befindlichen Sphäre ausgehen und sich von innen an die obere und untere Fläche der Scheibe ansetzen, sich kräftig zusammenziehen, so dass die Pigmentkörnchen in die Kanälchen der Arme gepresst werden müssen. Dass solche Protoplasmafäden vorhanden sind, davon überzeugte sich Ballowitz bei den Erythrophoren von *Mullus* (1913b, S. 293—294). Ballowitz (1914a, S. 192) betont, dass, falls es sich um die Kontraktion eines Plasmas

handelt, in welchem die Pigmentkörnchen ohne besondere Anordnung eingelagert wären, nie auf jede Phase der Kontraktion und Erschlaffung die radiären Körnchenreihen so prägnant in Erscheinung treten könnten. Auch glaubte Ballowitz (S. 192) beobachtet zu haben, dass beim Zentralwärtswandern des Pigmentes die vorher mehr rundlichen Pigmentkörnchen sich abplatteten und in Form von Scheiben reihenweise dicht aneinander lagen, eine Formveränderung, die sich seiner Ansicht nach nur so erklären lässt, dass die etwas nachgiebigen Körnchen in den Kanälchen nicht seitlich ausweichen können und so durch den Druck in radiärer Richtung abgeplattet werden. —

Fassen wir die Haupttatsachen dieser wichtigen Beobachtungen von Ballowitz zusammen, so schliesst der Autor vor allem aus dem in radiären Reihen erfolgenden Verlauf der Körnchenströmungen, ihrer Unabhängigkeit in benachbarten Körnchenreihen, und ihrem bisweilen lokalisierten Auftreten in einzelnen Reihen auf die Gegenwart kontraktiler Kanälchen im Zellplasma.

An den Erythrophoren (roten Lipophoren) von *Gobius* sah Ballowitz (1914a, S. 204f.) ganz ähnliche Bewegungserscheinungen wie bei den Melanophoren; ebenfalls hier zeigen die von Pigment erfüllten Fortsätze am lebendfrischen Objekt eine ausgesprochene radiäre Streifung (vgl. Ballowitz 1913c). Die zwischen den Körnchenreihen zu beobachtenden hellen Streifen (1914a, S. 206) deutet Ballowitz als Wandungen der Kanälchen. Grössere, längliche Körnchen in den Erythrophoren erschienen mit ihrer Längsachse parallel den Ästen gerichtet (S. 205); bisweilen bleiben solche grösseren Körnchen bei der Ballung zunächst in den Ausläufern zurück, treten plötzlich und mehrfach absetzend in langsame Bewegung, wobei die Längsachse in der Bewegungsrichtung steht. Auch an den Iridocyten konnte Ballowitz (1914a, S. 207) langsam gleitende Bewegung der Guaninkristalle in radiärer Richtung wahrnehmen, die er ebenfalls auf Kanalisierung des Plasmas zurückführt. An Xanthophoren (Lipophoren mit gelbem Pigment) beobachtete Ballowitz (1914a, S. 209) nur ein träges Strömen der Körnchen; auch war hier die radiäre Anordnung der Körnchen nicht so ausgesprochen.

Später hat sich Ballowitz (1914c) bemüht, die aus den Bewegungserscheinungen der Chromatophoren erschlossenen Protoplasma Kanälchen mit kontraktile Wandung auch besser optisch nachzuweisen. Pigmentfrei gewordenen Chromatophorenplasma ist im allgemeinen im frischen Präparat ganz unsichtbar (S. 561). Doch gelang es Ballowitz (S. 562f.) gelegentlich folgendes am überlebenden Objekt zu beobachten. In der Nachbarschaft des Pigmentklumpens einer in maximaler Ballung begriffenen Melanophore von *Mullus barbatus* fanden sich feine lineare Streifen von verschiedener Dicke, die von der Pigmentmasse radiär ausstrahlen, der Lage nach im Bereich der ursprünglichen Pigmentfortsätze, aber nicht diese selbst, sondern wegen ihrer geringen Dicke nur Strukturbestandteile derselben. Bei *Gobius* wurden auch Teilungen dieser Streifen beobachtet. Ähnlich erscheint bei *Blennius ocellaris* die Scheibe einer Melanophore mit völlig zusammengeballtem Melanin von einem Kranz sehr zahlreicher linearer Strahlen umgeben, die verschiedene Länge und Dicke besitzen: den deutlicheren dickeren kommt die grösste Länge zu. Die dünneren sind ausserordentlich fein, wenig scharf begrenzt und erscheinen wie aus körnigem Protoplasma bestehend, ein leicht vergängliches Strukturelement, da sie meist nur kurze Zeit (anscheinend bei oder kurz nach dem Absterben der Zelle) auftreten; ihre Körnung ist vielleicht schon ein Zerfallsprodukt. Die feinen radiären Linien hält Ballowitz für den optischen Ausdruck der protoplasmatischen, feinsten, kontraktilen Wandung der radiären Kanälchen, in denen die Pigmentkörnchen gleiten. In dieser Auffassung wird der Autor bestärkt durch das optische Querschnittsbild, das die Linien bei Faltung des Gewebes oder Abknickung darbieten: sie erscheinen alsdann nicht als Punkte, sondern in Form eines äusserst zarten Maschenwerkes mit rundlichen Maschen. Die Netzlücken hatten denselben Durchmesser wie die mit den Körnchen erfüllten hellen Räume zwischen den zarten Streifen, so dass der Eindruck eines Querschnittes eines kanalisierten Gewebes mit sehr zarter, dünner Kanälchenwandung vorlag. Die gröberen Linien fasst Ballowitz als stärkere Anhäufungen des Chromatophorenprotoplasmas auf, und es schien ihm, dass sie den Begrenzungen und Randpartien der Zellfortsätze entsprechen. Sogar bei völlig

ausgebreitetem Pigment vermochte Ballowitz häufig zwischen den radiär strömenden Körnchenreihen die zarten Streifen unzweifelhaft festzustellen, besonders deutlich über oder unter der Kerngegend.

Schliesslich finden sich noch in der neuesten Arbeit von Ballowitz (1915) verschiedene für uns wichtige Bemerkungen. Bei *Hemichronis bimaculatus* besitzen die Rotzellen (Lipophoren) grobe und feine Körnchen, deren Ballung und Ausbreitung nicht isochron erfolgt (S. 201f.). Ballowitz lässt es dahingestellt, ob die beiden Körnchenarten in eigenen, besonderen Kanälchen strömen. Wenn die groben Körnchen zusammengeballt sind, erscheint der der Scheibe benachbarte Teil gelblich rot, durch feinste, blasse rötliche Körnchen, die in radiären Reihen der Scheibe zuströmen. Die vollkommen vom Pigment entleerten Ausläufer bieten sich als äusserst zarte, farblose oder nahezu farblose, radiäre, schattenhafte Streifen, bisweilen mit radiärer Streifung in ihrem Innern, dar. (Auf die grosse Ähnlichkeit im Verhalten der beiderlei Körnchen dieser Rotzellen mit den bräunlichen und bläulichen Granula der embryonalen Melanophoren von *Geckolepis* habe ich schon früher hingewiesen [siehe S. 133]). —

Man wird der Ballowitzschen Theorie der intrazellulären Pigmentbewegung nicht absprechen können, dass sie ein anschauliches und bis in die Einzelheiten getreues Bild der beobachteten Vorgänge wiedergibt; doch birgt sie bei genauerer Analyse manche Schwierigkeiten. Zunächst arbeitet sie mit einem ausserordentlich komplizierten und minutiösen Bau des Zellplasmas und zwar einer Struktur, die mehr erschlossen als wirklich beobachtet ist. Wenn auch ein komplizierter, spezifischer Bau des Chromatophorenplasmas an sich kein absolutes Hindernis wäre, die Theorie anzunehmen, so reichen die von Ballowitz angeführten morphologischen Daten doch wohl nicht für den sicheren Nachweis der Röhrenstruktur des Protoplasmas aus. Ein solcher Nachweis wäre aber in dem vorliegenden Falle um so mehr zu fordern, als eine derartige Röhrenstruktur bislang von keiner anderen Zellform bekannt geworden ist.

Auch wenn man einmal kontraktile Röhren im Plasma annimmt, so ergeben sich noch allerlei Schwierigkeiten bei der

Erklärung der beobachteten Vorgänge. So stellt sich Ballowitz vor, dass bei der Ballung des Pigments die kontraktilen Röhrchen in der Scheibe erschlaffen und sich erweitern, um das zentripetal strömende Pigment aufnehmen zu können (vgl. oben S. 230 u. 232), eine Annahme, der man vom Boden dieser Theorie aus wohl nicht entraten kann. Andererseits gibt Ballowitz (z. B. 1913 b, S. 296) an, dass auch in dem zusammengeballten Pigment noch eine radiäre Struktur nachweisbar ist. Wenn aber die Röhrchen sich ausweiten (und das müsste ja zweifellos um ein vielfaches ihres ursprünglichen Durchmessers bei der Ballung eintreten), so muss die strenge radiäre Reihenanordnung der in ihnen enthaltenen Körnchen verloren gehen. Somit kann die Anordnung des Pigments in radiären Körnchenreihen bei der Ballung nicht seiner Einlagerung in radiär verlaufende Kanälchen zugeschrieben werden, und damit fragt es sich, ob nicht auch die radiäre Reihenordnung bei der Expansion anderen Gründen als der angeblichen Gegenwart von Kanälchen zuzuschreiben ist.

Die Verhältnisse bei Hemichronis, wo Ballung und Ausbreitung der groben und feinen Körnchen nicht isochron erfolgen, stellen eine weitere Schwierigkeit für die Ballowitzsche Theorie dar; denn mit der Annahme, dass hier gar zweierlei Kanälchen im Protoplasma vorliegen, (die im Sinne der Ballowitzschen Deutung gemacht werden müsste [siehe oben]), würde die Protoplasmastruktur noch verwickelter, und der Autor selbst scheint nicht recht einer solchen Voraussetzung zuneigen zu wollen.

Ballowitz hat sich an keiner Stelle darüber bestimmt geäußert, ob die „Kontraktilität“ der Protoplasamakanälchen ein den Protoplasmaströmungen einzureihendes Phänomen sei, oder ein fibrillärer Kontraktionsvorgang. Eine solche Scheidung muss aber heutigentags durchgeführt werden, selbst wenn sich herausstellen sollte, dass beide Erscheinungen genetisch und kausal einer gemeinsamen Wurzel entspringen, derart z. B., dass die sog. kontraktilen Fibrillen in Wirklichkeit elastische Bildungen darstellen, die einzig die Betätigung des sie umhüllenden, beim Verkürzungsvorgang eigentlich aktiven Plasmas in festgelegte Bahnen lenken (Pütter u. a.). Wenn nun auch Ballowitz mehrfach von einem Strömen der Pigmentkörnchen spricht, so ist dieses Wort ihm doch nur Bild für den Bewegungsvorgang der

Körnchen; da vielmehr das Wesen der Ballowitzschen Theorie in der Annahme von kontraktilen Kanälchen beruht, die durch eine Art peristaltischer Bewegung die Körnchen vorwärts-treiben, so hat dem Autor anscheinend die Analogie mit muskulösen Röhren (Darmschlauch und ähnliches) vorgeschwebt. Wie solche Muskelröhren, so würden aber auch die kontraktilen Kanälchen eine bestimmte Orientierung der letzten kontraktilen Elemente besitzen müssen, damit derartige peristaltische Bewegungen möglich sind. Jedenfalls bleibt die Vorstellung kontraktiler Protoplasmakanälchen äussert unklar, und schon Fick hat im Anschluss an Ballowitz' Vortrag (1913a, S. 116) Fragen gestellt, die eine genauere Darlegung der Art der Kontraktionserscheinungen an den Kanälchen bezweckten.

Weiter möchte ich glauben, dass die Ballowitzsche Theorie eine unnötige Komplikation enthält; denn wenn der Zellkörper einerseits und die Ausläufer andererseits einer von den kontraktilen Kanälchen unabhängigen Gesamtkontraktion fähig sind (siehe oben S. 230 u. 232), dann dürfte dieses Verhalten auch bei der Gegenwart von nicht kontraktilen Kanälchen ausreichen, die Mehrzahl der Erscheinungen zu erklären, wenn man annimmt, dass die Stärke dieser Gesamtkontraktionen wechselt.

Vor allem aber scheint mir Ballowitz' Theorie in einseitiger Weise dadurch beeinflusst zu sein, dass sie sich einzig an die Erscheinungen bei den stark abgeplatteten Knochenfischmelanophoren (und anderen = farbzellen) hält; zweifellos muss aber eine solche Theorie zum mindesten auf die Melanophoren der Amphibien und Reptilien ausdehnbar sein. Nur diese platten Farbzellen der Fische zeigen aber so ausgeprägt die radiäre Reihenanzordnung der Körnchen, auf die Ballowitz im Rahmen seiner Anschauungen solchen Wert legen muss. Franz (1908, S. 545), der auch Zellen anderer Form untersuchte, misst der Reihengruppierung der Körnchen verhältnismässig geringe Bedeutung zu, und Kahn und Lieben (1907, S. 110) berichten geradezu im Gegensatz zu Ballowitz, dass bei der Ballung der Körnchen in den Melanophoren des Frosches jedes Körnchen seine eigene Richtung einschlägt, die auch senkrecht zur Achse des Fortsatzes gerichtet sein kann und nur der Gesamteffekt ein langsames Fortschreiten gegen das Zentrum der Zelle ist. Auch aus Hertels (1907, S. 45)

Angaben über die Pigmentbewegung in den Melanophoren der Larven von *Triton taeniatus* bei Anwendung von ultraviolettem Licht lässt sich nichts über ein Strömen der Körnchen in radiären Reihen entnehmen; ebensowenig aus den Mitteilungen Winklers (1910, S. 258) betreffend die Melanophoren des Frosches.

In diesem Punkte scheinen mir die Beobachtungen von Degner (1912) bei Krusterschmatophoren wertvollen Aufschluss zu geben, indem sie Übergänge von streng radiärer Reihenströmung zu ungeordneter Körnchenbewegung bei derselben Zelle zeigen. Nach Degner (S. 16) differenziert sich während der Ausbreitung des Pigments in den Chromatophoren ein eigentümliches System von hellen, stark lichtbrechenden Strängen, den Achsensträngen, die in ziemlich geringer Zahl an der Abgangsstelle der Ausläufer von dem zentralen Pigmentklumpen entspringen und in deren Längsrichtung verlaufen. Mit der Stärke der Ausläufer nimmt die Zahl der Achsenstränge ab; sie verzweigen sich häufig, zumal an den Verästelungen der Ausläufer. Bei Expansion oder Ballung des Pigments marschieren nun die Pigmentkörnchen, sich streng an die Achsenstränge haltend (S. 25). Dabei herrscht, ähnlich wie Ballowitz für die Knochenfischmelanophoren schildert, eine Verschiedenheit im Tempo der Strömungsgeschwindigkeit bei den einzelnen Reihen, wobei vereinzelte Körnchen und kleinere Verbände sich zuweilen mit grosser Geschwindigkeit gegen den Strom bewegen. Degner berichtet (S. 26), dass die Körnchen, sobald sie an einen Achsenstrang geraten, lebhaftere Bewegung zeigen, andererseits aber durchaus nicht an den Achsenstrang gebunden sind: so können die Körnchen senkrechte Bewegungsrichtung zum Verlauf eines Stranges einnehmen (was Ballowitz nie beobachten konnte!). In den Endverzweigungen der Ausläufer, in denen die spärlichen Achsenstränge in breiten schwimnhautförmigen Plasmamassen aufhören, folgen die Körnchen den Achsensträngen nur zeitweilig; ihre Bewegung wird ganz ungerichtet (S. 27): sie gehen geradeaus, im Bogen zurück, beschreiben kleine Kreise und dgl. m.; benachbarte Körnchen überholen sich gegenseitig, kreisen umeinander, liegen gemeinsam fest, trennen sich nach ganz verschiedenen Richtungen. Alle diese letztge-

nannten Erscheinungen stehen in schroffem Gegensatz zur Annahme eines Strömens der Körnchen in radiären Kanälchen, und es ist mir unverständlich, wie Ballowitz (1914a, S. 196) seine Deutung auf die Beobachtungen Degners ausdehnen möchte. Weiter erwähnt Degner (S. 26), dass der Querschnitt der strömenden Pigmentmasse viel bedeutender ist, wie derjenige der Achsenstränge, somit zahlreiche Pigmentkörnchen sich ohne Kontakt mit den Achsensträngen bewegen und dass bei etwas anders gebauten Krebschromatophoren (S. 30) die Körnchen nicht so streng in Reihen geordnet sind, sondern ganz dicht gedrängt erscheinen, dass ferner die Ausläufer mit zunehmender Pigmenterfüllung sich verbreitern. Will man sich nicht zu der ungerechtfertigten Annahme versteigen, dass die bewegende Ursache bei den Chromatophoren mit ungeordneter Bewegung einerseits und mit Reihenbewegung der Körnchen andererseits eine gänzlich verschiedene ist, so zeigt ein Vergleich der abweichenden intrazellulären Bewegungsformen, dass es nicht zulässig ist, aus der Reihenbewegung der Körnchen als solcher einen Schluss auf die treibenden Kräfte zu ziehen.

Dieser Vergleich der Körnchenströmung bei verschiedenen Chromatophoren führt uns zur Besprechung der Bedeutung der Achsenstränge und der in den Chromatophoren der Wirbeltiere beobachteten Streifungen, Faserstrukturen, radiären Strahlungen u. dgl. Wie schon erwähnt, sieht Heidenhain (siehe oben) in der zarten Parallelfaserung der Ausläufer von Knochenfischmelanophoren kontraktile Plasmafäden, Ballowitz (siehe oben) kontraktile Röhrchen. Schon Solger, dem Entdecker der Sphäre in den Knochenfischmelanophoren, waren diese Strukturen nicht entgangen und Zimmermann deutete sie als Sphärenstrahlung des Archoplasmas. Franz (1908, S. 541) dagegen glaubt, dass sie weder mit den sonstigen radiärstrahligen Attraktionssphären, noch mit der Anziehung der Pigmentkörnchen zum Zentrum hin unmittelbar etwas zu tun haben, vielmehr aus starren skelettartigen Stäbchen bestehen, welche die Form der ganzen Zelle gewährleisten und zugleich diejenige Anordnung besäßen, welche am besten die bald zentral, bald peripher gerichteten Verschiebungen der Pigmentkörnchen ermöglichten. Auch Doflein (zitiert nach Degner 1912,

S. 33) betrachtet sie bei den Krebschromatophoren als „axiales Zellskelett“ und beschreibt sie als vollkommen glashelle, aber stark lichtbrechende Stäbe, die sich in der Mitte der Chromorhiza hinziehen und an welche der Farbstoff sich anschmiegt. Degner (1912, S. 33) lässt unentschieden, ob die Stäbe bei den Krustazeen ausser ihrer Stützfunktion, die wegen der geringen Tiefe der Chromorhizen nicht sehr hoch zu veranschlagen sei, noch andere Aufgaben, z. B. in bezug auf die Bewegung des Pigments, hätten.

Unseren Standpunkt gegenüber den Anschauungen von Heidenhain und Ballowitz haben wir schon oben dargelegt. Auch den Vorstellungen von Franz, Doflein und Degner können wir uns nicht vollkommen anschliessen, insofern nämlich, als die Stützfunktion die wesentliche Verrichtung der in Rede stehenden Gebilde sein soll. Dagegen scheint uns die bei Franz hervorgehobene und bei Degner angedeutete Möglichkeit, die faserigen oder stabartigen Strukturen hätten etwas mit der Verschiebung des Pigments zu tun, ohne aber (im Sinne von Heidenhain und Ballowitz) die Bewegungsursache selbst darzustellen, das Richtige zu treffen. Ich stelle mir vor, dass die Radiärstrahlungen, faserigen Strukturen, Achsenstäbe usw. (von denen die bei den Krebsen übrigens anderen morphologischen Wertes sein mögen wie jene bei den Wirbeltieren), Leitlinien für die zentripetale und zentrifugale Bewegung der Pigmentkörnchen darstellen, und dass an ihre Gegenwart die mehr oder minder ausgesprochene Reihenanzordnung der Körnchen geknüpft ist. Im einzelnen nehme ich an, dass die Pigmentkörnchen in einem mehr oder weniger flüssigen Plasma schwimmen und durch Veränderungen in diesem bewegt werden (genaueres darüber siehe unten); dass sie ferner zu diesem Plasma geringe, dagegen zu den Achsenstäben bzw. anderen faserigen Bildungen grössere Adhäsion besitzen. Gelangen daher die Pigmentkörnchen in Berührung mit den Achsenfäden, so haben sie das Bestreben, diesen Kontakt aufrecht zu erhalten. Da die radiären Strahlungen von der Sphäre ausgehen, wird bei beginnender Expansion des Pigmentes zahlreichen Körnchen die Gelegenheit geboten, diesen Kontakt zu gewinnen. Man könnte nun zunächst glauben, dass bei grösserer Adhäsion der Pigment-

granula zu den Stäben ihre Bewegung auf denselben (= denselben entlang) erschwert würde. Doch ist zu bedenken, dass die Adhäsionskräfte senkrecht zur Berührungsebene von Körnchen und Stäben wirken, und bei einer Verschiebung längs den Stäben nicht oder nur unwesentlich alteriert werden. Zur Erläuterung mag darauf hingewiesen werden, dass es leicht ist, ein Glasplättchen auf einer grösseren, reichlich mit Wasser benetzten Glasscheibe hin und her zu schieben, dass dagegen sein Abheben, das die Adhäsion überwinden muss, viel bedeutendere Kraft erfordert.

Unter den vorstehend gemachten Annahmen erklärt sich ohne weiteres, weshalb gemäss den Beobachtungen Degners (siehe oben) die Reihenbewegung der Körnchen in eine ungeordnete Bewegung übergeht, sobald sie den Kontakt mit den Achsensträngen verlieren, weshalb dort, wo die Körnchen dicht aneinander gedrängt liegen (siehe oben), also die Achsenstränge offenbar fehlen, die Reihenanordnung undeutlich ist. Es ergibt sich ferner ungezwungen, warum die Reihenbewegung der Körnchen um so merklicher wird, je besser die radiären Leitlinien ausgebildet sind: in den Melanophoren der Amphibien, in denen bislang nichts von Radiärstrahlung u. dgl. bekannt ist, vollzieht sich die Bewegung der Körnchen ganz ungeordnet (vgl. oben Kahn, Lieben und Hertel); in den entsprechenden Chromatophoren der Reptilien ist zwar eine radiäre Strahlung vorhanden, aber sie lässt sich im allgemeinen nicht bis in die Ausläufer verfolgen und demnach ist die Reihenanordnung in den Ausläufern bei Reptilien fast völlig unbekannt; nur im Umkreis der Sphäre, im Zelleib selbst, macht sich die Reihenanordnung bemerkbar, und zwar entsprechend der im allgemeinen lockeren Lage der radiären Fasern nur angedeutet. Bei den platten Farbzellen der Fische dagegen sind die Bedingungen für eine streng radiäre Reihenanordnung der Körnchen am günstigsten; denn die Faserung der Zellausläufer erweist sich als ausserordentlich dicht (vgl. Fig. 636 bei Heidenhain 1911, S. 1041). Dabei ist auch die platte Form der Zellen von ziemlicher Bedeutung: durch die radiär verlaufenden Fasern wird gewissermassen die platte Zelle in eine grosse Anzahl sehr schmaler, radiär verlaufender Fächer zerlegt, die bei der geringen Dicke der Zellen nur mit wenigen darüber und darunter gelegenen gleichartigen Spalträumen in Verbindung

stehen, so dass die Bahnen der Pigmentkörnchen streng radiär vorgezeichnet sind. Bei Zellen mit kugeligem Zelleib und Ästen von rundlichem Querschnitt, die vielleicht noch vielfach unregelmässig hin und her gewunden sind, ist dagegen die streng radiäre Anordnung der Pigmentkörnchen nicht so leicht möglich, da ja die zwischen den Fäden befindlichen Räume vielfach miteinander in Verbindung stehen müssen.

Schliesslich sei noch auf die grosse Ähnlichkeit der Pigmentbewegung in den Chromatophoren der Krebse und Fische mit der Körnchenströmung in den Pseudopodien der Foraminiferen hingewiesen, die sowohl Degner (1912, S. 32) als auch Ballowitz (1914a, S. 196) betonen. Nun kann es aber insbesondere nach neuen Untersuchungen von Doflein (1916) keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Körnchen sich in einem leichtflüssigen „Rheoplasma“ bewegen, das einen festeren, „stereoplasmatischen“ Achsenfaden überzieht, somit ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie ich für die Chromatophoren annehme.¹⁾ Auch noch in dem folgenden Punkte weist die Körnchenströmung der Rhizopoden eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit den Bewegungen der Pigmentgranula auf, indem nämlich hier an dem gleichen Achsenfaden die Unterschiede in der Richtung und Geschwindigkeit der Körnchen auftreten, die für die Pigmentkörnchen einer radiären Reihe nach Ballowitz zu beobachten sind; wohl niemand aber wird sie hier aus der Anwesenheit kontraktile Kanälchen erklären wollen!

Wir müssen uns nun fragen, welche Kräfte die Bewegung der Körnchen veranlassen, die sich in mehr oder minder vorgeschriebenen Bahnen vollzieht; hierfür scheinen

¹⁾ K. C. Schneider (1905, S. 14 f.), glaubt, dass hier die Körnchenströmung auf einer Eigenbewegung der Körnchen beruhe, weil die Bewegung von ins Plasma aufgenommener (leblosen) Karminkörnchen von derjenigen der Plasmakörner verschieden sei. Doch geht aus der auch von Schneider zitierten Schilderung Max Schultzes (1863, S. 26 f.) hervor, dass keinerlei wesentliche Unterschiede in der Bewegung von Plasma- und Karminkörnern bestehen. — Sollten die Achsenstränge der Krustaceen, wie Degner annimmt, wirklich nur vorübergehende, bei der Ballung des Pigments nicht vorhandene Strukturen darstellen, so würden sie darin mit dem stereoplasmatischen Achsenfaden der Rhizopodenpseudopodien übereinstimmen.

mir gewisse Untersuchungen von Rhumbler wertvolle Hinweise zu enthalten.

Rhumbler (1895, S. 580 f.) hat als erster ausgeführt, dass bei einer Verdichtung des Protoplasmas um das Zentrosom herum sich seine Einlagerungen (wie Dotterkörnchen u. dgl.) aus der Nähe der Sphäre peripheriwärts zurückziehen. Die Rhumblerschen Ableitungen beziehen sich zunächst auf den Fall, dass das Protoplasma wabig gebaut ist und die Einlagerungen in den Wabenwänden eingebettet sind. Doch lässt sich die Beweisführung, dass Teilchen sich in einem Druckgefälle, das um einen Verdichtungspunkt herum besteht, von Orten höheren Druckes nach den niedrigeren Druckes begeben müssen, augenscheinlich auf jede Masse anwenden, in der ein solches Druckgefälle überhaupt möglich ist. Dabei bleibt es auch gleichgültig, wie die Verdichtung der das Zentrosom umgebenden Plasmamasse zustande kommt, ob durch Wasserentzug oder anderswie. „Bei diesen Verschiebungen müssen die Einlagerungen, wenn nicht noch andere Einflüsse hemmend einwirken, die Lagerung geringsten Widerstandes einnehmen, längliche Dotterschollen etc. müssen sich daher mit ihrer Längsachse in die Richtung der Strahlen einordnen.... Besitzen Einlagerungen grosse Adhäsion zu dem Hyaloplasma, so werden sie aus der Sphärennähe nicht verdrängt werden und können sich dann an der Sphärenbildung beteiligen.“ Später hat Rhumbler (1900 a, S. 39 f. u. 57 f.) das gleiche Problem nochmals eingehender behandelt. Wenn in einer Flüssigkeit ein Druckgefälle entsteht, das von dem Verdichtungszenrum aus nach allen Seiten hin gleichmässig abfällt, so müssen Einlagerungen in dieser Flüssigkeit vom Verdichtungszenrum abwandern; denn jedes Teilchen ist an dem der Verdichtung zugekehrten Pole einem höheren Kohäsionsdruck der Umgebung ausgesetzt, als an seinem der Verdichtung abgekehrten Pole, und diese Druckdifferenz muss sich in der Weise auszugleichen versuchen, dass die Einlagerung sich von dem stärker gedrückten Pole nach dem weniger stark gedrückten verschiebt. „Die Grösse der Druckdifferenzen an dem druckwärtigen und distalen Teil der Einlagerung . . . wird nicht nur von dem Druckgefälle selbst, sondern auch von der Grösse der Einlagerung abhängen. Je grösser die Einlagerung ist, desto weiter wird

sie natürlich in die Gegend des höheren Drucks auf der einen und in die des niederen Drucks auf der entgegengesetzten Seite hineinragen. Im gleichen Druckgefälle werden sich daher grössere Einlagerungen schneller und weiter von dem Verdichtungszen­trum fortbewegen, als kleinere Einlagerungen „derselben Art“. Auch weil für grössere Einlagerungen die Reibung relativ geringer ist als für kleinere, werden grössere Einlagerungen leichter verschoben als kleinere. „Das wird aufs deutlichste dadurch für die Zelle belegt, dass oftmals kleinere Dotterkörperchen bei der Eiteilung in der Nähe der Sphäre verharren, während alle grösseren peripherwärts verlagert werden.“ Bei der Fortbewegung einer Einlagerung vom Verdichtungszen­trum muss ihre Reibung mit der umgebenden Flüssigkeit geringer sein als das durch die Druckdifferenzen bedingte Verlagerungsbestreben der Einlagerungen. Die Reibung hängt aber ausser von der Schwerkraft in hervorragendem Grade von der Grösse, von der Gestalt und von den Kohäsions- und Adhäsionsverhältnissen von Einlagerung und Umgebung ab. Bei gleicher Gestalt und sonst gleichen Verhältnissen werden grössere Einlagerungen immer leichter abwandern als kleinere, weil sie eine im Vergleich zu ihrem Volumen „relativ“ (natürlich nicht „absolut“) kleinere Oberfläche besitzen, also relativ geringere Reibung erfahren werden als kleinere Einlagerungen. Bei festen Einlagerungen wird die Leichtigkeit ihrer Verschiebung sehr von ihrer Adhäsion zur umgebenden Flüssigkeit abhängen. Je nach dem Adhäsionsverhalten können gewisse Kategorien von Einlagerungen dem verdichteten Plasma folgen, andere von ihm zurückgestossen werden (S. 58). Werden Einlagerungen infolge ihrer Kleinheit und genügender Adhäsion nicht von der Verdichtung weggestossen, während Flüssigkeiten und andere grössere Einlagerungen von geringerer Adhäsion gleichzeitig aus der Verdichtung fortgestossen werden, so müssen die nicht verstossenen Einlagerungen in dem Verdichtungsgebiet natürlich dichter zusammengeschoben werden als an den nicht verdichteten Stellen, an denen sich die verstossenen Einlagerungen ansammeln werden (S. 59). So erklärt Rhumbler (S. 44), dass der Kern, obwohl grosse Einlagerung nicht aus der Verdichtung der Muttersphäre

bei der Zellteilung entweicht, weil bei den Austauschgeschäften, die zwischen ihm und dem Plasma bestehen müssen, eine grosse Adhäsion von Kern und Plasma Voraussetzung sei. Auf dieser Grundlage fussend hat Rhumbler (1900a) zunächst die Beobachtungen Fischels über die Umlagerung von mit Neutralrot gefärbten Körnchen in lebenden Echinodermeneiern, ferner (1900b) die Pigmentstrasse, welche das Spermatozoon in pigmentierten Amphibieneiern hinter sich herzieht, und sonstige Pigmentanhäufungen in Verdichtungsstellen des Protoplasmas erklärt. Alle diese Fälle hatten das Gemeinsame, dass die Körnchen offenbar zum Plasma starke Adhäsion besitzen und daher mit ihm nach dem Verdichtungsherd zusammengezogen werden.

Während Rhumbler nicht ausdrücklich auf die Anwendbarkeit der von ihm entwickelten Grundsätze (für die Abrückung von Einlagerungen aus Verdichtungscentren des Plasmas) hinsichtlich der intrazellulären Pigmentbewegung verwiesen hat, äusserte sich Fischel (1906, S. 533 Anmerkung), dass die Balung des Pigments vielleicht auf Druckdifferenzen in den Chromatophoren beruhe. „Der Reiz führt dazu, dass in den Fortsätzen der Pigmentzelle ein höherer Druck entsteht. Infolgedessen wandern die Pigmentkörnchen aus den Fortsätzen gegen das Zentrum der Zelle, um nach Ausgleich der Druckdifferenz wieder in die Fortsätze zurückzuströmen.“ Kahn und Lieben (1907, S. 109) haben dem widersprochen; doch hat Fischel (1907, S. 427) die gegen ihn erhobenen Einwände nicht anerkannt und, wie mir scheint, widerlegt. Jedenfalls aber war die knappe Fischelsche Darstellung nicht ganz gegen missverständliche Auslegung gefeit. Von weiteren Forschern, die sich im Sinne der Rhumblerschen Anschauungen ausgesprochen haben, ist mir nur noch Biedermann (1909, S. 91) bekannt geworden, der die Körnchenbewegung in den Chromatophoren und die von Rhumbler analysierten Fischelschen Beobachtungen an den Granula im Echinodermenei nebeneinander stellt.

Dass eine derartige Erklärung zulässig ist, dafür scheinen mir vor allem gewisse Eigentümlichkeiten der Granulaverteilung in den Allophoren von *Uroplatus* zu sprechen, die ohne weiteres verständlich werden unter der Annahme, dass die Körnchen sich in einem die Sphäre umgebenden Druckgefälle befinden. Ich meine erstens die Tatsache, dass die

Granula um so grösser sind, je weiter sie von der Sphäre entfernt liegen, zweitens den Umstand, dass länglich geformte Pigmentkörner sich mit ihrer grösseren Achse radial zur Sphäre einstellen. Ein derartiges Verhalten verlangen ja die von Rhumbler entwickelten Grundsätze für die Abrückung von Einlagerungen aus Verdichtungszentren des Plasmas. Auch entspricht wohl das morphologische Bild der Sphäre, als einer Plasmaverdichtung hinreichend den von uns zugrunde gelegten Anschauungen: ihr zentraler Teil ist offenbar am dichtesten und nach aussen hin nimmt ihre Dichte schrittweise ab gemäss dem färberischen Verhalten (siehe S. 147 u. 169.)

Wie man sich die Verlagerung der Pigmentmassen unter der Wirkung eines Druckgefälles im einzelnen vorstellt, wird zunächst davon abhängen, ob die Pigmentgranula zum umhüllenden Plasma grosse oder geringe Adhäsion besitzen. Im ersten Falle werden sie sich gleich den Fischelschen Granula verhalten, also im Verdichtungsgebiet der Sphäre sich ansammeln, solange das Druckgefälle bestehen bleibt, beim Ausgleich des Druckgefälles dagegen sich in der ganzen Zelle zerstreuen (vgl. Rhumbler 1900 a, S. 59). Im entgegengesetzten Falle aber, wenn nämlich die Granula geringe Adhäsion zum Plasma besitzen, müssen sie mit der Steigerung des Druckgefälles vom Verdichtungszentrum abrücken und wiederum bei seinem Ausgleich sich überall in der Zelle verteilen. (Es ist denkbar, dass die verschiedenen Arten von Chromatophoren gemäss der verschiedenen Grösse und stofflichen Beschaffenheit ihrer Granula sich in diesem Punkte abweichend verhalten können, z. B. die grossen Granula der Allophoren bei der Sphärenverdichtung zentrifugal wandern, während die winzigen Granula der Melanophoren unter den gleichen Umständen in der Sphäre dichter zusammengeschoben werden.¹⁾ Es ist nicht leicht, in dieser Frage zu einem

¹⁾ Wenn sich die Melaninkörnchen in den Amphibieneiern gemäss Rhumblers Untersuchungen in der letztgenannten Weise verhalten, also grosse Adhäsion zum Plasma besitzen, so braucht dieses Verhalten keineswegs auch von vornherein für die Melaningranula in den Melanophoren gültig zu sein; denn das Verhalten ein und derselben Einlagerung hängt ja auch von der Beschaffenheit des umgebenden Plasmas und der Stärke des Druckgefälles ab, was beides in Amphibieneiern und Chromatophoren durchaus anders sein kann.

sicheren Entscheid zu kommen, da wir nicht wissen, ob die Allophoren und Melanophoren immer gleichsinnig reagieren: sollten sie sich aber bei reflektorischer Reizung verschieden verhalten, so würde dieser Umstand wohl nicht in abweichender Innervation, sondern in der angedeuteten Weise zu erklären sein.) Zunächst scheint mir hinsichtlich des Adhäsionsverhaltens der Granula zum Plasma die Annahme näher zu liegen, dass sie geringe Adhäsion zu ihm besitzen, da wir ein solches Verhalten auch für ihre Kontakterhaltung mit den Radiärstrahlen voraussetzen mussten. In diesem Falle würden also bei zunehmender Verdichtung der Sphäre die Körnchen von ihr abgestossen.

Die Kraft, welche die Pigmentbewegung verursacht, ist also nach unserer Anschauung das Druckgefälle, welches durch die zentrale Plasmaverdichtung bedingt ist. Die Dichte der Sphäre muss natürlich bei dem Ausbreiten und der Ballung des Pigments einem Wechsel unterliegen; ob er durch osmotische Kräfte veranlasst wird, oder ob es sich hier um eine reversible Gelbildung des Plasmas handelt, lasse ich dahingestellt; im letzten Falle könnte der wirksame Druck auch als Gelatinierungsdruck bezeichnet werden. Immer aber wird es sich in letzter Instanz um chemisches Geschehen handeln, das uns heute noch völlig verborgen ist.

Ich will nicht verhehlen, dass die Theorie in dieser Form eine Schwäche besitzt: sie vermag einerseits die Ballung der Pigmentgranula (bei grosser Adhäsion zum Plasma) oder ihre Abstossung von der Sphäre (bei geringer Adhäsion zum Plasma, vgl. oben), andererseits ihre gleichmässige Verteilung im Plasma zu erklären. Sie wird daher nicht den bei der Pigmentverlagerung zu beobachtenden Extremen gerecht, die von einer zentralen Ballung der Granula, über ihre gleichmässige Verteilung im Zelleib bis zur Entleerung des eigentlichen Zelleibes von Körnchen und Pigmenterfüllung der Ausläufer reichen; sie vermag vielmehr nur das Intervall von der vollkommenen Ballung bis zu gleichmässiger Verteilung der Körnchen im ganzen Zelleib (einschliesslich Ausläufer) oder aber das Intervall von einer äussersten Abstossung der Granula von der Sphäre (also von der Pigmenterfüllung der Ausläufer) bis zur gleichmässigen Verteilung der Granula im Plasma zu erklären.

Nehmen wir etwa an, die Granula besäßen geringe Adhäsion zum umgebenden Plasma und seien gleichmässig in ihm verteilt (oder auch um die Sphäre geballt), so werden sie in dem Maße, wie das Druckgefälle wächst, immer weiter von der Sphäre abgedrängt werden, bis der eigentliche Zelleib von ihnen frei und die Ausläufer pigmenterfüllt sind. Nimmt dagegen die Verdichtung der Sphäre ab, gleicht sich somit das Druckgefälle aus, so werden die Körnchen aus den Ausläufern in den Zelleib zurückströmen, und zwar können sie, wenn die Verdichtung der Sphäre vollständig aufgehoben ist, sich gleichmässig im Plasma der gesamten Zelle verteilen. Kahn und Lieben (1907, S. 109) halten es für ausgeschlossen, dass ein solches Rückströmen der Körnchen nach Ausgleich der Druckdifferenzen (im Sinne von Fischel aus der Zelle in die Fortsätze, also in umgekehrter Richtung wie in dem gerade von uns diskutierten Falle, was aber prinzipiell gleichgültig ist) stattfinden könne. Doch scheint mir eine derartige rückläufige Bewegung der Körnchen bis zu ihrer gleichmässigen Verteilung im Plasma sich aus dem Wesen des Druckgefälles ohne weiteres zu ergeben. Denn eine Einlagerung hält in einem Druckgefälle nur dann eine Ruhestellung ein, wenn dem auf ein Körnchen wirkenden zentrifugalen Verdrängungsbestreben der Sphäre durch gleich grosse, aber entgegengesetzt gerichtete Kräfte das Gleichgewicht gehalten wird. Nimmt das Gefälle ab, so werden die Einlagerungen sich unter dem Einfluss dieses Gegendruckes wieder in ihre Ausgangsstellung zurückbewegen müssen. Jedenfalls zeigen die Beobachtungen von Ballowitz über den Körnchentanz, dass die Verschiebung der Granula gegen elastische Widerstände erfolgt. Ein vollkommener Ausgleich des Druckgefälles liegt aber offenbar dann vor, wenn alle Körnchen gleichmässig in der Zelle verteilt sind; denn beständen noch irgendwelche Druckdifferenzen, so müssten sie ein Abströmen der Körnchen von Orten höheren Drucks zu solchen niederen Drucks veranlassen. Dagegen besteht der Einwand von Kahn und Lieben zu Recht, wenn nun weiter in dem diskutierten Fall die Ballung der Körnchen in der Sphäre zustande kommen soll. Dafür ist eine Umkehr des Druckgefälles nötig, derart, dass in der Peripherie der Zelle höherer, in ihrem Zentrum niedrigerer Druck besteht. Eine solche Umkehr des Druckgefälles wäre noch am leichtesten verständlich, wenn man

annimmt, das Chromatophorenplasma im allgemeinen befinde sich in einem Zustand leichter Gelatinierung, die Sphäre dagegen könne alle Stufen des Aggregatzustandes durchlaufen, die bei einer kolloidalen Substanz vom festeren Gel zum vollkommenen Sol überleiten. Geht alsdann die Sphäre bei gleichmässiger Verteilung der Körnchen aus einem Zustand gleicher Kohäsion mit dem des übrigen Plasmas in den Zustand geringerer Kohäsion des Sols über, so tritt damit eine Umkehr des ursprünglichen zentrifugalen Druckgefälles ein und die Körnchen müssen sich in die Sphäre hineinbewegen.

Das Jonglieren der Körnchen erkläre ich mir aus kurz andauernden Schwankungen des Sphärendrucks. Auch glaube ich nicht, dass die unabhängige und stückweise oder entgegengesetzte Bewegung von einzelnen Körnchenreihen oder Abschnitten von solchen ganz unvereinbar mit der entwickelten Theorie sei. Diese Erscheinungen betrachte ich als durch lokale Widerstände (Reibung, Gewebedruck und vielleicht noch andere nicht leicht auffindbare Faktoren) bedingt (vgl. Foraminiferen S. 243).

Auch scheint mir das eigentümliche Verhalten der Chromatophoren mit grossen und kleinen Granula (siehe S. 235) durch die hier vertretenen Auffassungen einer Erklärung näher gerückt. Da grössere Einlagerungen schneller und weiter von der Sphäre abrücken als kleinere, und bei der Umkehr des Druckgefälles auch schneller zur Sphäre zurückkehren müssen, so wäre die Tatsache, dass die kleinen Granula am längsten in den Ausläufern zurückbleiben, eine unmittelbare Folge dieser Gesetzmässigkeiten.

Die eigentümliche Erscheinung, dass die Hauptmassen des Pigments sich bisweilen auf Bahnen bewegen, die von dem geballten Pigment gerade zu den Ausläufern hinführen (Fig. 8, Taf. V), während im übrigen die Ausbreitung des Pigments weniger weit gediehen ist, könnte darauf zurückgeführt werden, dass längs der grossen Strecke von der Sphäre bis zu den Enden der Ausläufer das Druckgefälle beträchtlicher ist, als auf dem kürzeren Weg von der Sphäre bis zur Peripherie des eigentlichen Zellleibes, daher die erstgenannten Richtungen für die Pigmentbewegung bevorzugt sein müssen. —

Ich bin mir wohl bewusst, dass auch diese Theorie, welche

die Ursache der intrazellulären Pigmentverlagerung in Veränderungen des um die Sphäre herum bestehenden Druckgefälles sucht und eine Bewegung der Pigmentgranula in mehr oder minder streng radiären Reihen auf die richtende Wirkung radiär von der Sphäre ausgehender fädiger Strukturen zurückführt, nicht die letzten Fragen beantwortet. Aber solange ein Problem nicht gelöst ist, müssen alle Wege eingeschlagen werden, die zum Ziel hinweisen; als einem solchen, wie mir dünkt, nicht ganz ungangbaren Weg, sei diesem Erklärungsversuch hier ein Platz gegönnt.

Literaturverzeichnis.

- Agassiz, L., 1857: Contributions to the natural history of the United States of America. Vol. I. Boston.
- Balowitz, E., 1893: Die Nervenendigungen der Pigmentzellen, ein Beitrag zur Kenntnis der Endverzweigungen der Nerven mit dem Protoplasma der Zelle. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 56, S. 673—706, Taf. 35—39.
- Derselbe, 1913a: Über chromatische Organe, schwarzrote Doppelzellen und andere eigenartige Chromatophorenvereinigungen, über Chromatophorenfragmentation und über den feineren Bau des Protoplasmas der Farbstoffzellen. Verh. d. Anat. Ges. 1913, S. 108—116.
- Derselbe, 1913b: Über Erythrophoren in der Haut der Seebarbe, *Mullus L.*, und über das Phänomen der momentanen Ballung und Ausbreitung ihres Pigments. Nach Beobachtungen an der lebenden Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 83, S. 290—304, Taf. XV u. XVI.
- Derselbe, 1913c: Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 104, S. 471—529, Taf. XIV—XVIII.
- Derselbe, 1913d: Über schwarzrote und sternförmige Farbzellkombinationen in der Haut von Gobiiden. Ibid. Bd. 106, S. 527—593, Taf. VIII—XII.
- Derselbe, 1913e: Über Erythrophoren besonderer Art in der Haut von Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, S. 206—219, Taf. XIV.
- Derselbe, 1913f: Das Verhalten der Zellkerne bei der Pigmentströmung in den Melanophoren der Knochenfische (nach Beobachtungen am lebenden Objekt). Biol. Centralblatt, Bd. 33, S. 267—272.
- Derselbe, 1913g: Das Verhalten der Kerne bei der Pigmentströmung in den Erythrophoren von Knochenfischen. Nach Beobachtungen an der lebenden Rotzelle von *Mullus*. Ibid., Bd. 33, S. 490—493.
- Derselbe, 1914a: Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophorenprotoplasmas. Nach Beobachtungen an der lebenden Pigmentzelle und nach kinematographischen Aufnahmen. Pflügers Archiv, Bd. 157, S. 165—210, Taf. III—VI.

- Derselbe, 1914 b: Vier Momentaufnahmen der intrazellulären Pigmentströmungen in den Chromatophoren erwachsener Knochenfische. Arch. f. Zellforschung, Bd. 12, S. 553—557, Taf. XL.
- Derselbe, 1914 c: Zur Kenntnis des feineren Baues des Chromatophorenplasmas. Ibid., Bd. 12, S. 558—566, Taf. XLI—XLII.
- Derselbe, 1915: Über die Erythrophoren und ihre Vereinigungen mit Iridocyten und Melanophoren bei *Hemichronis bimaculata* Gill. Ibid., Bd. 14, S. 192—219.
- Biedermann, W., 1909: Vergleichende Physiologie der irritablen Substanzen. Ergebn. d. Physiol. v. Asher u. Spiro, Jahrg. 8, S. 26—211.
- Derselbe, 1914: Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen. Handbuch d. vergl. Physiologie, herausgegeben von Winterstein, Bd. 3, S. 319—1188. Jena.
- Biochemisches Handlexikon 1911, herausgegeben von E. Abderhalden, Bd. IV und Bd. VI, Berlin.
- Blanchard, R., 1880: Recherches sur la structure de la peau des lézards. Bull. de la Soc. Zool. de France, Vol. V, p. 1—35, Taf. I—III.
- Braun, M., 1877 a: *Lacerta Lilfordi* und *Lacerta muralis*. Arb. a. d. zool.-zootom. Institut in Würzburg, Bd. 4, S. 1—64, Taf. I u. II.
- Derselbe, 1877 b: Zur Bedeutung der Cuticularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden. Ibid., Bd. 4, S. 231—237, Taf. XI.
- Brücke, E., 1851: Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Neudruck, Leipzig 1893, in Ostwalds „Klassiker der exakten Naturwissenschaften.“
- Carlton, F. C., 1903: The color changes in the skin of the so called Florida Chamaeleon, *Anolis carolinensis* Cuv. Proc. Amer. Acad. of Art. and Sci., Vol. 39, p. 259—276, 1 tab.
- Degner, E., 1912: Über Bau und Funktion der Krusterchromatophoren. Eine histologisch-biologische Untersuchung. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 12, S. 1—78, Taf. I—III.
- Doflein, F., 1916: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen, VII, Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. Zool. Jahrb., Bd. 39, Anat., S. 325—380, Taf. 19—22.
- Ficalbi, E., 1888: Ricerche istologiche sul tegumento dei serpenti. Atti Soc. Toscana di Sci. Nat., Pisa, Memorie vol. IX, p. 220—333, tab. VI.
- Fischel, A., 1906: Zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. I. Zur Mechanik der Zellteilung. II. Versuche mit vitaler Färbung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XXII, S. 526—541.
- Derselbe, 1907: Zur Frage der Pigmentballung. Arch. f. Anat. u. Physiol., Phys. Abt., Jahrg. 1907, S. 427—428.
- Flemming, W., 1890: Über die Teilung von Pigmentzellen und Kapillarschwannzellen. Ungleichzeitigkeit der Kernteilung und Zelltrennung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 35, p. 275—286, Taf. XIV.
- Franz, V., 1908: Zur Struktur der Pigmentzellen. Biol. Centralbl., Bd. 28, S. 536.
- Heidenhain, M., 1911: Plasma und Zelle I, Abt. 2, Jena.

- Hertel, E., 1907: Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Vergleichend-physiologische Untersuchungen. Zeitschr. f. allgem. Phys., Bd. 6, S. 44—70.
- Kahn, R. H. und Lieben, S., 1907: Über die scheinbaren Gestaltsänderungen der Pigmentzellen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Jahrg. 1907, S. 104—111, Taf. IV—V.
- Kammerer, P., 1907: Künstlicher Melanismus bei Eidechsen. Zentralbl. f. Physiol., Bd. 20, Lit. 1906, S. 261—263.
- Derselbe, 1910: Vererbung erzwungener Farbenveränderungen, I. u. II. Mitteilung: Induktion von weiblichem Dimorphismus bei *Lacerta muralis*, von männlichem Dimorphismus bei *Lacerta fiumana*. Arch. f. Entwicklungsgesch., S. 456—498, Taf. XIV—XV.
- Krukenberg, C. Fr. W., 1882a: Die Farbstoffe in der Reptilienhaut. Die gelben Pigmente der Schlangen und Lacertiden. Vergl.-physiol. Studien, II. Reihe, 2. Abt., S. 50—54, Heidelberg.
- Krukenberg u. Ewald, 1882b: Über die Verbreitung des Guanins, besonders über sein Vorkommen in der Haut von Amphibien, Reptilien und von *Petromyzon fluviatilis*. Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg, Bd. IV, S. 253—263.
- Krukenberg, 1883: Über Besonderheiten der Guaninablagerung bei Fischen. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 19 (N. F. Bd. 1), S. 154—158.
- Derselbe, 1886: Vergleichend-physiologische Vorträge. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und Farben. Heidelberg.
- Leydig, F., 1868: Über Organe eines sechsten Sinnes. Nova acta acad. Carol., Bd. 34, S. 1—108, Taf. I—V.
- Derselbe, 1872: Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen.
- Derselbe, 1873: Über die äusseren Bedeckungen der Amphibien und Reptilien. Neue Beiträge. Erster Artikel. Die Haut einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. IX, S. 753—794, Taf. XXXII.
- Derselbe, 1888: Pigmente der Hautdecke und Iris. Verh. physik.-med. Gesellschaft Würzburg, N. F., Bd. 22, Nr. 9, S. 1—25.
- Neumann, E., 1909: Guaninkristalle in den Interferenzzellen der Amphibien. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. klin. Medizin, Bd. 196 (F. XIV, Bd. VI), S. 566—576.
- Oppenheimer, E., 1895: Über eigentümliche Organe in der Haut einiger Reptilien. Ein Beitrag zur Phylogenie der Haare. Schwalbes morphol. Arb., Bd. 5, S. 445—461, Taf. 18—20.
- Osawa, G., 1896: Beitrag zur feineren Struktur des Integuments der *Hatteria punctata*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47, S. 570—583, Taf. XXIX.
- Parker, G. H., 1906: The influence of light and heat on the movement of the melanophore pigment especially in lizards. Journ. Exp. Zoology, vol. III, p. 401—414.
- Pouchet, G., 1876: Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journal de l'anat. et de la physiol., p. 1—10, 113—165, tab. I—IV.
- Rhumbler, L., 1896: Versuche einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Erster Teil. Die Cytokinese. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. III, S. 527—621, Taf. XXXVI.

- Derselbe, 1900: Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle, II. Mechanik der Abrückung von Zelleinlagerungen aus Verdichtungscentren der Zelle im Anschluss an Fischels Vitalfärbungen an Echinodermeneiern und Bütschlis Gelatinespindeln erläutert. *Ibid.* Bd. IX, S. 32—62.
- van Rynberk, G., 1906: Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion). *Ergebn. d. Physiol. von Asher und Spiro*, Bd. 5, S. 347—571.
- Schmidt, W. J., 1910: Das Integument von *Voeltzkowia mira* Bttgr. Ein Beitrag zur Morphologie und Histologie der Eidechsenhaut. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 94, S. 605—720, Taf. XXII—XXIV.
- Derselbe, 1911: Beobachtungen an der Haut von *Geckolepis* und einigen anderen Geckoniden. *Völtzkow, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905*, Bd. 4, S. 331—351, Taf. 24 u. 25.
- Derselbe, 1912a: Studien am Integument der Reptilien, I. Die Haut der Geckoniden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 101, S. 139—258, Taf. VIII—XII.
- Derselbe, 1912b: Dasselbe, III: Über die Haut der Gerrhosauriden. *Zool. Jahrb.*, Bd. 35, Anat., S. 75—103, Taf. 4.
- Derselbe, 1913: Dasselbe, IV: *Uroplatus fimbriatus* (Schneid.) und die Geckoniden. *Ibid.*, Bd. 36, Anat., S. 377—464, Taf. 33—36.
- Derselbe, 1914: Dasselbe, V: Anguinen. *Ibid.*, Bd. 38, Anat., S. 1—102, Taf. 1—6.
- Derselbe, 1916: Dasselbe, VII: Bau und Entwicklung der Eidechsenkrallen. *Ibid.*, Bd. 39, Anat., S. 385—484, Taf. 23—27.
- Schneider, K. C., 1905: Plasmastruktur und -bewegung bei Protozoen und Pflanzenzellen. *Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien*, Bd. XVI, 118 Seiten und 4 Tafeln.
- Schultze, M., 1863: Das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Theorie der Zelle. Leipzig.
- Schulze, P., 1913: Studien über tierische Körper der Carotingruppe, I. Insecta. *Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin*, Jahrg 1913, S. 1—22, Taf. I—III.
- Siedlecki, M., 1909: Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. *Biol. Centralbl.*, Bd. 29, S. 704—737, Taf. VII—VIII.
- Thilenius, G.: 1897: Der Farbenwechsel von *Varanus griseus*, *Uromastix acanthinurus* und *Agama inermis*. *Schwalbes Morph. Arb.*, Bd. 7, S. 515—545, Taf. XVII—XVIII.
- Todaro, F., 1877: Sulla struttura della pelle de' rettili. *Atti Acad. Lincei Anno 275. 1877—78. Mem. (3), Vol. 7*, p. 1073—1129, tab. VII—XI.
- Werner, F., 1913: Die Lurche und Kriechtiere, II. Bd. *Brehms Tierleben*. Leipzig und Wien.
- Winkler, F., 1910: Beobachtungen über die Bewegungen der Pigmentzellen. *Arch. f. Dermat. u. Syphilis*, Bd. 101, S. 255—260.
- Zimmermann, K. W., 1890: Über die Teilung der Pigmentzellen, speziell der verästelten intraepithelialen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 36, S. 404—410, Taf. XV.

Derselbe, 1893a: Studien an Pigmentzellen, I: Über die Anordnung des Archiplasmas in den Pigmentzellen der Knochenfische. Ibid., Bd. 41, S. 367—389, Taf. XXIII—XXIV.

Derselbe, 1893b: Über die Kontraktion der Pigmentzellen der Knochenfische. Verh. Anat. Ges., S. 76—78.

Zirkel, F., 1898: Elemente der Mineralogie. 13. Auflage, Leipzig.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V—IX.

Tafel V.

Alle Abbildungen beziehen sich auf **Melanophoren** von *Uroplatus fimbriatus* Schneid. und sind mittels des Abbeschen Zeichenapparates in der Höhe des Objekttisches nach $7,5\mu$ dicken Schnittpräparaten der mit Apathys Alkohol-Sublimat fixierten Haut entworfen, sofern nicht anders vermerkt, unter Benutzung von Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1,3 und Kompensations-Okular 8.

- Fig. 1. Übersichtsbild einer Melanophore der Rückenhaut; stärkere Pigmentansammlung in den Endfüßchen der Ausläufer. Zeiss' Apochromat 4 mm und Komp.-Ok. 8. Vergr. 600:1.
- Fig. 2. Zellkörper einer Melanophore, der bei spärlichem Pigmentgehalt einen Kern zeigt; Ausläufer stark mit Melaninkörnchen erfüllt. Färbung Delafields Hämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 3. Kleinere Melanophore, in deren pigmentarmen Zellkörper ein Kern und die Sphäre sichtbar sind. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 4. Fast pigmentleerer Zellkörper einer Melanophore; Sphäre durch leichte Ballung der Granula angedeutet. Kern gegen die Sphäre hin schüsselartig ausgehöhlt. Färbung Delafields Hämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 5. Zellkörper einer Melanophore mit einem im Schnitt gelegenen Ausläufer. Zelleib fast pigmentleer, Ausläufer, besonders Endfüßchen pigmenterfüllt; Sphäre durch leichte Ballung der Granula angedeutet; Kern gegen die Sphäre hin ausgehöhlt. Färbung Delafields Hämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 6. Zellkörper einer Melanophore; die beiden Kerne im Schnitt getroffen; starke Pigmentansammlung in der Sphäre, die nach aussen hin allmählich abnimmt und sich zum Teil in radiären Zügen in die Ausläufer fortsetzt. Färbung Delafields Hämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 7. Zellkörper einer Melanophore; die beiden Kerne, mächtige zentrale Pigmentansammlung und radiäre Züge von Pigmentkörnchen sichtbar. Färbung Delafields Hämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 8. Melanophore mit zentraler Pigmentansammlung, in deren Inneren ein elliptischer Bezirk sich besonders ab-

hebt; radiäre Züge von Melaningranula, die breiteren in die Ausläufer übergehend, zwischen ihnen vereinzelte radiäre Fäden; Kern zum Teil in die zentrale Pigmentanhäufung eingebettet. Färbung Delafields Hämatoxylin. Vergr. 1360:1.

- Fig. 9. Zellkörper einer Melanophore. Sphäre sehr dicht mit Pigmentkörnchen erfüllt; im übrigen Zelleib nur vereinzelte Granula; sehr zarte radiäre Strahlung von der Sphäre aus. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 10. Zellkörper einer Melanophore, mit Chlor gebleicht; von der dichteren zentralen, elliptischen Plasmamasse (= Sphäre), in der die entfärbten Granula noch als undeutliche Körnung sichtbar sind und welche die beiden Kerne grösstenteils umschliesst, gehen radiäre Fäden aus, mit plasmatischem Belag, in dem die Granula hier und da noch kenntlich sind; zwischen diesen Fasern Schrumpfungslücken. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 11. Zellkörper einer Melanophore mit Chlor gebleicht; ein Kern und Sphäre sichtbar; von der letzteren gehen allseits radiäre, in Plasma eingebettete Fäden aus; zwischen ihnen vereinzelte Schrumpfungslücken. Sehr stark mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Vergr. 1360:1.
- Fig. 12. Zellkörper einer Melanophore mit Chlor gebleicht; die beiden Kerne, sehr langgestreckte Sphäre und radiäre Fäden sichtbar, die zum Teil in die Ausläufer hineinreichen. Sehr stark mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Vergr. 1360:1.
- Fig. 13. Zellkörper einer Melanophore mit Chlor gebleicht; grosse, kugelige Sphäre, gegen diese hin ausgehöhlte Kerne und undeutliche radiäre Strahlung sichtbar; stärkere Fäden ziehen in zwei der Ausläufer hinein. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.

Tafel VI.

Alle Abbildungen beziehen sich auf **Allophoren** von *Uroplatus fimbriatus* Schn. und sind mit Ausnahme von Fig. 14 nach 7,5 „ dicken Schnittpräparaten der mit Alkohol-Sublimat nach Apáthy fixierten Haut unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates und Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1,3 und Komp.-Ok. 8 in der Höhe des Objekttisches entworfen.

- Fig. 14. Gruppe von Allophoren in Flächenansicht nach einem ungefärbten Totalpräparat der Rückenhaut (seitliche Hautfalte) gezeichnet; man beachte die wechselnde Grösse der Granula in verschiedenen und auch in der gleichen Zelle. Zeiss' Apochromat 4 mm und Komp.-Ok. 8. Vergr. 600:1.
- Fig. 15. Allophore mit Granula mittlerer Grösse, die den Sphärenbezirk freilassen, im letzten eine kleine zentrale Verdichtung und undeutliche radiäre Strahlung; stellenweise radiäre Reihenanzordnung der Granula. Lage des Kernes angedeutet. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.

- Fig. 16. Zellkörper einer Allophore mit spärlichen meist grossen, peripher gelagerten Granula; gut abgesetzte, zentral gelegene Sphäre mit dichter radiärer Strahlung; Kern neben der Sphäre. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 17. Zellkörper einer Allophore mit spärlichen, verschieden grossen, meist in der Peripherie befindlichen Granula. Sphäre mässig deutlich gegen die wenig ausgeprägte Strahlung abgesetzt; Kern. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 18. Zellkörper einer Allophore mit peripher gelagerten, mittelgrossen Granula; Sphäre geht allmählich in die Strahlung über. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 19. Zellkörper einer Allophore mit mittelgrossen Granula in deutlicher Reihenstellung; Sphärenbezirk scharf abgesetzt, körnchenfrei; Kern. Färbung Delafields Hämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 20. Zellkörper einer Allophore mit Granula verschiedener Grösse, die derart in radiäre Reihen gestellt sind, dass im allgemeinen die Grösse der Körnchen mit dem Abstand vom undeutlich abgesetzten Sphärenbezirk an Grösse zunehmen; längere Achse länglicher Körnchen radiär zur Sphäre eingestellt; Kern. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 21. Zellkörper einer Allophore mit sehr verschieden grossen Granula, deren Umfang im allgemeinen mit dem Abstand von der wenig ausgeprägten Sphäre zunimmt; die länglichen grösseren Granula mit Radiärstellung der längeren Achse. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 22—23. Feinkörnige Allophoren mit gleichmässiger Verteilung der Granula; in beiden Kern, in 22 auch Sphäre sichtbar. Stark mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Vergr. 1360:1.
- Fig. 24—27. Feinkörnige Allophoren; Granula kaum gefärbt; kleine zentrosomartige Sphäre mit radiärer Strahlung und Kern sichtbar. Schwach mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Vergr. 1360:1.
- Fig. 28—30. Zellkörper von kleinen Allophoren aus der Haut der Augengegend; Zentriol in Form eines einfachen oder doppelten Körnchens stark gefärbt; Sphäre schwach, nur in Abbildung 30 mit radiären Zügen ausgebildet; Kern. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1360:1.

Tafel VII.

Alle Abbildungen sind nach überlebendem Material, dem in physiologischer Kochsalzlösung untersuchten freien Rand der Bauchschuppen von *Lacerta vivipara* (und *L. agilis*, Fig. 35), unter Benutzung des Abbéschen Zeichenapparates und, soweit nicht anders vermerkt, des Zeiss-Apochromaten 2 mm N. A. 1,30 und des Komp.-Ok. 8 in Objekttischhöhe entworfen und betreffen vornehmlich die **Lipophoren**.

- Fig. 31. Ausschnitt des Hinterrandes einer Bauchschuppe mit blauen und grünlichen Guanophoren, gelben Lipophoren, schwarzen

- Melanophoren und vereinzelt Anhäufungen rötlicher Lipochrinmassen. Zeiss' Apochromat 16 mm und Komp.-Ok. 8. Vergr. 164:1.
- Fig. 32. Teil der Lipophorenschicht bei starker Vergrößerung; grössere orangefarbige Tropfen und rötliche Lipochrinmassen zwischen den gelben Schollen; unten rechts eine Guanophore. Vergr. 1360:1.
- Fig. 33. Lipophore von der äusseren Zone des Schuppenrandes mit kleineren, annähernd gleich grossen Granula; im Zelleibe die Stelle des Kernes sichtbar. Vergr. 1360:1.
- Fig. 34. Kleine, nur ganz schwach gelblich erscheinende Lipophore. Vergr. 1360:1.
- Fig. 35. Lipophore von *Lacerta agilis* mit zahlreichen kleineren und vereinzelt grösseren Granula. Vergr. 1360:1.
- Fig. 36. Lipophore mit sehr verschieden grossen Granula und unregelmässig geformten Lipochrineinlagerungen. Vergr. 1360:1.
- Fig. 37—40. Lipophoren mit stäbchenförmigen, zum Teil körnchenartigen Lipochrinkristallen; in Abbildung 38 und 40 Lage des Kernes gut kenntlich. Vergr. 1360:1.
- Fig. 41. Gruppe von Lipochrinkristallen zwischen den Ästen der Melanophoren scheinbar extrazellulär gelegen. Vergr. 1360:1.
- Fig. 42. Gruppe durcheinander geschlungener Fäden und Ringe von Lipochrin. Vergr. 1360:1.
- Fig. 43—45. Gruppen von verschiedenartig geformten Lipochrinteilchen (in Fig. 44 ausserdem ein grosser gelber Fetttropfen). Vergr. 1360:1.

Tafel VIII.

Die Abbildungen beziehen sich auf **Allophoren, Lipophoren** und **Guanophoren** von *Lacerta muralis*, *L. agilis* und *L. vivipara* und sind, soweit nicht anders bemerkt, nach Schnittpreparaten mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates in Objekttischhöhe entworfen.

- Fig. 46. *Lacerta muralis*. Rückenschuppe längs. E = Epidermis; M₁ = epidermale, M = subepidermale Melanophoren; A = Allophoren; G = Guanophoren. Fixierung Formol; Schnittdicke 22 μ ; ungefärbt; Zeiss' Apochromat 8 mm und Komp.-Ok. 4. Vergr. 158:1.
- Fig. 47. *Lacerta muralis*. Rückenschuppe längs. L = Lipophoren (osmiert), die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 46. Fixierung Chrom-Osmium-Essigsäure ungefärbt; Schnittdicke 22 μ . Zeiss' Aproxrom. 8 mm und Komp.-Ok. 4. Vergr. 158:1.
- Fig. 48. *Lacerta agilis*. Hinterrand einer Rückenschuppe. Bezeichnungen wie in Fig. 46. Fixierung Formol; Schnittdicke 22 μ ungefärbt. Zeiss' Aproxromat 8 mm und Komp.-Ok. 8. Vergr. 350:1.
- Fig. 49. *Lacerta muralis*. Schichtung der verschiedenen Chromatophoren an einer Stelle der Rückenhaut entsprechend Fig. 46. Bezeichnung wie dort. Fixierung Formol; Schnittdicke 22 μ ; ungefärbt. Zeiss' Apochromat 2 mm. N. A. 1,30 und Komp.-Ok. 8. Vergr. 1360:1.

- Fig. 50. *Lacerta muralis*. Teil eines Längsschnittes einer Rückenschuppe, umfassend die basalen Epidermiszellen (E) und den oberen Teil der Subepidermis. Bezeichnungen wie in Fig. 46. Fixierung Formol; Schnittdicke $7,5 \mu$; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Zeiss' Aplanachromat 2 mm N. A. 1,3 und Komp.-Ok. 8. Vergr. 1360:1.
- Fig. 51. *Lacerta agilis*. Kehlschuppe längs. G: erratische Guanophoren; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 46 und 47. Fixierung Chrom-Osmium-Essigsäure; Schnittdicke 15μ ; ungefärbt. Zeiss' Aplanachromat 16 mm und Komp.-Ok. 4. Vergr. 78:1.
- Fig. 52. *Lacerta agilis*. Teil eines Längsschnittes einer Kehlschuppe, entsprechend Fig. 51, umfassend die basalen Epidermiszellen (E) und den oberen Teil der Subepidermis. Bezeichnungen wie Fig. 46 und 47. Fixierung Chrom-Osmium-Essigsäure. Schnittdicke 15μ ; ungefärbt. Zeiss' Aplanachromat 2 mm N. A. 1,30 und Komp.-Ok. 8. Vergr. 1360:1.
- Fig. 53. *Lacerta muralis*. Teil eines Längsschnittes einer Rückenschuppe, umfassend die basalen Epidermiszellen (E) und den oberen Teil der Subepidermis; Bezeichnungen wie in Fig. 46 und 47. K = Blutkapillare. Fixierung Chrom-Osmium-Essigsäure. Schnittdicke $7,5 \mu$. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Zeiss' Aplanachromat 2 mm N. A. 1,3 und Komp.-Ok. 8. Vergr. 1360:1.
- Fig. 54. *Lacerta agilis*. Lipophoren (L) unter den basalen Epidermiszellen (E). Fixierung Chrom-Osmium-Essigsäure. Schnittdicke $7,5 \mu$. Färbung Eisenhämatoxylin. Zeiss' Aplanachromat 2 mm N. A. 1,3 und Komp.-Ok. 8. Vergr. 1360:1.
- Fig. 55. *Lacerta vivipara* Lipophoren aus einer Bauchschuppe. Bezeichnung, Fixierung, Färbung, Optik wie in Fig. 54. Vergr. 1360:1.
- Fig. 56a—d. *Lacerta muralis*. Guanophoren aus $7,5 \mu$ dicken Querschnitten der Rückenhaut, in a, b, c der Kern getroffen, d = ein kernfreier Zellabschnitt. Anordnung des kristallinen Guanophoreneninhalts in Schichten, deren Zusammensetzung aus winzigen Körnern vor allem in d kenntlich ist. Fixierung Formol; Färbung Delafields Hämatoxylin. Zeiss' Aplanachromat 2 mm N. A. 1,3 und Komp.-Ok. 8. Vergr. 1360:1.
- Fig. 57. *Lacerta agilis*. Stück einer Guanophore in Flächenansicht nach einem Totalpräparat vom Hinterrand einer Bauchschuppe; in einigen Ausläufern helle, kanalartige Spalten. Fixierung Alkohol; ungefärbt. Zeiss' Aplanachromat 2 mm N. A. 1,3 und Komp.-Ok. 8. Vergr. 1360:1.
- Fig. 58. *Lacerta agilis*. Stück einer Guanophore im Flächenschnitt der Bauchhaut. Schichtung des kristallinen Inhalts stellenweise kenntlich. Fixierung Formol; Schnittdicke 15μ ; ungefärbt. Zeiss' Aplanachromat 2 mm N. A. 1,3 Komp.-Ok. 8. Vergr. 1360:1.
- Fig. 59. *Lacerta agilis*. Guanophore aus einem $7,5 \mu$ dicken Querschnitt der Bauchhaut; kristallinischer Guanophoreneninhalt entfernt, Streifung des Zelleibes erhalten; Kern,

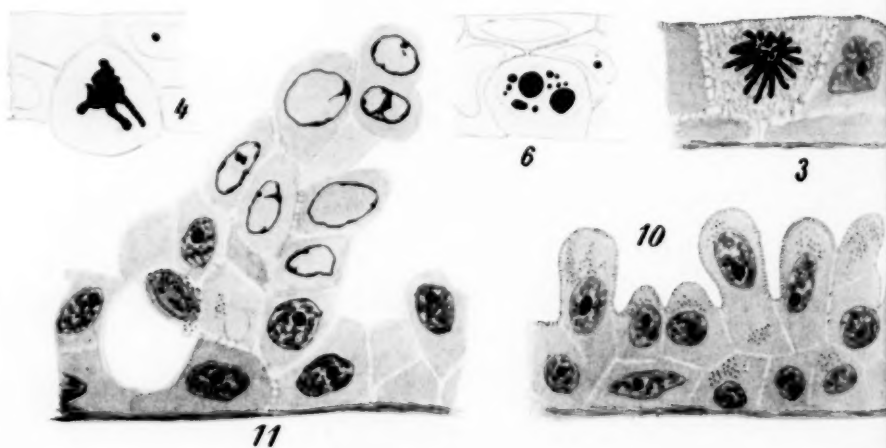
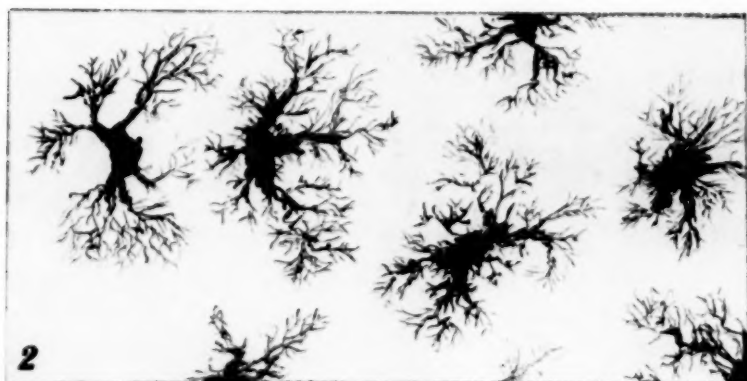
ihm anliegend körnige Plasmaanhäufung mit Zentriol (?), links stark färbbares strangartiges Gebilde. Fixierung Formol; Schnittdicke $7,5\ \mu$. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1,3 und Komp.-Ok. 8. Vergr. 1360:1.

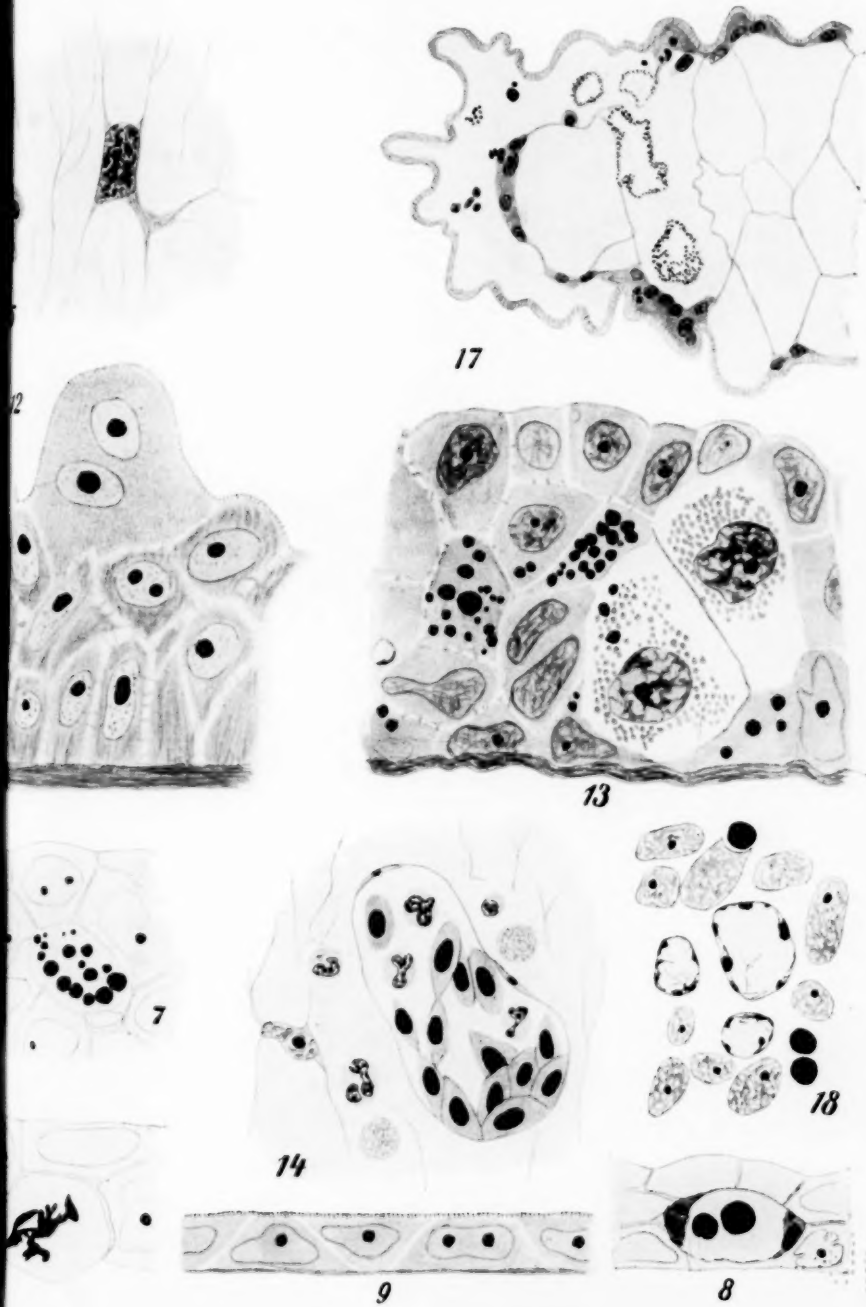
- Fig. 60 a—c. *Lacerta muralis*. Guanophoren aus $7,5\ \mu$ dicken Schnitten der Rückenhaut; kristallinischer Guanophorenhalt entfernt, Streifung des Zelleibes erhalten; Kern sichtbar; in b ausserdem vom Kern ausgehende stark färbbare Masse kenntlich. Fixierung, Färbung, Optik wie in Fig. 59. Vergr. 1360:1.

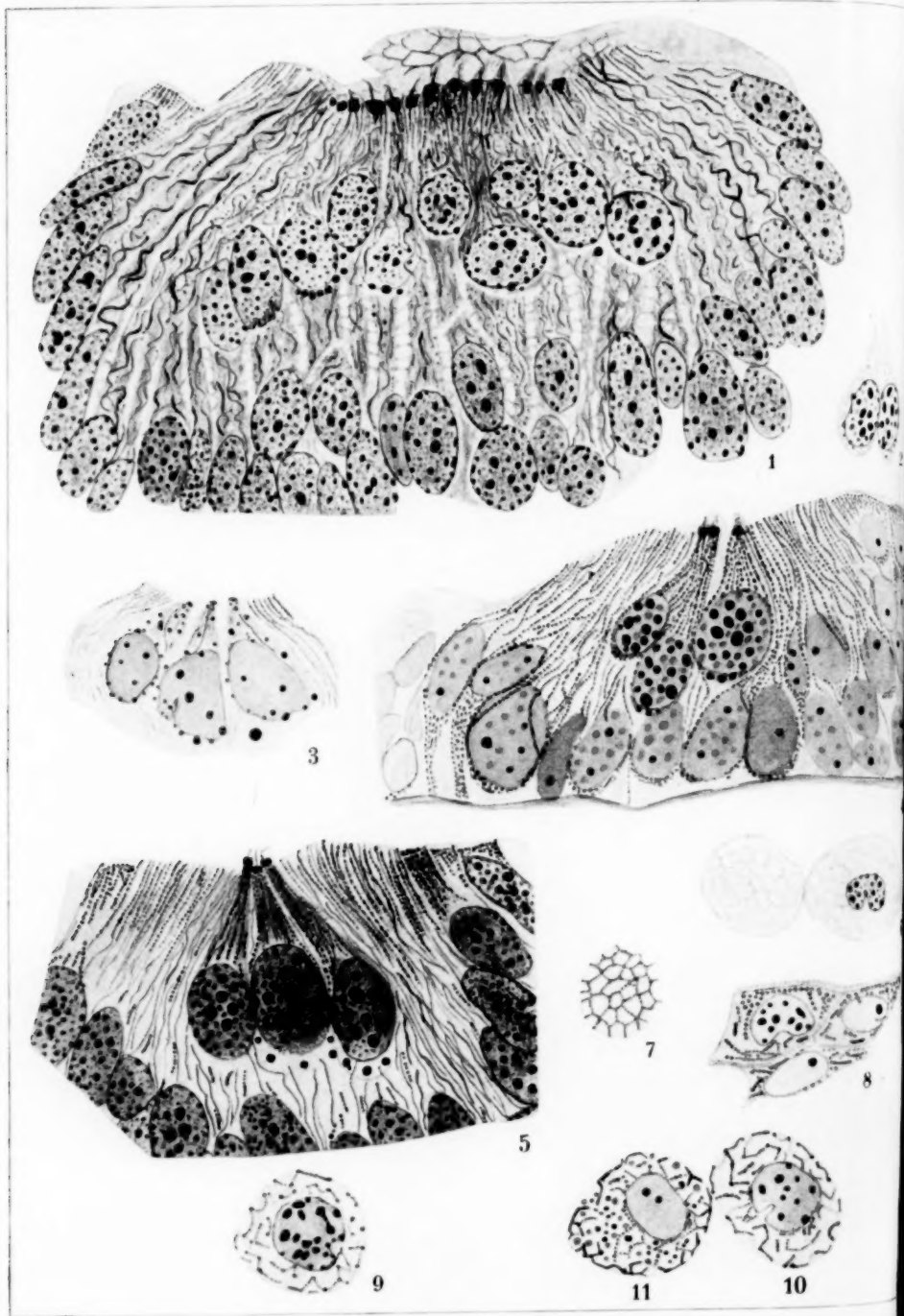
Tafel IX.

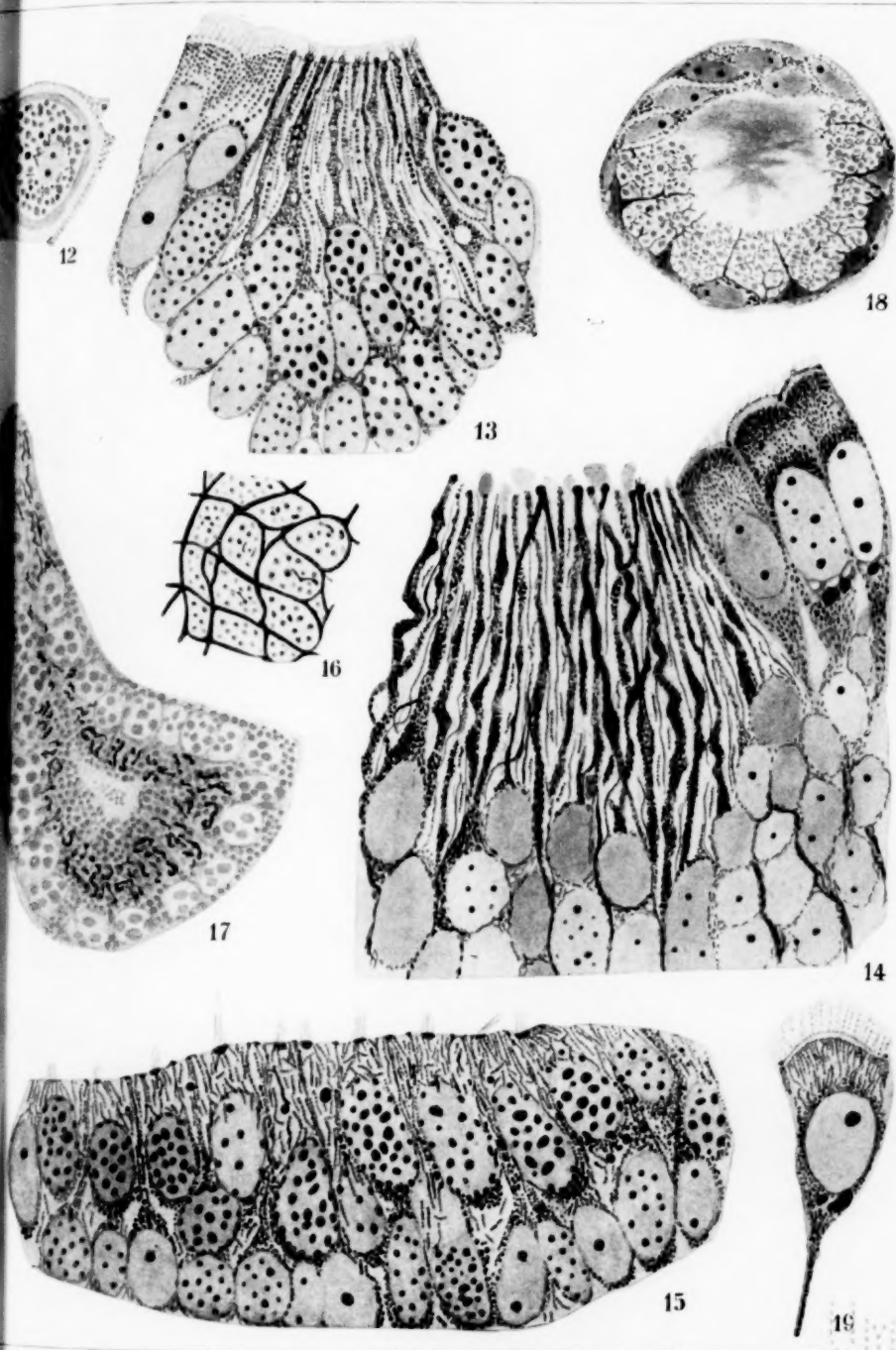
Alle Abbildungen beziehen sich auf **embryonale Melanophoren** von *Geckolepis polylepis* Bttgr. und sind nach Totalpräparaten der Haut oder einzelner Schuppen, gefärbt mit Delafields Hämatoxylin, mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates unter Benutzung von Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1,30 und Komp.-Ok. in Objekttischhöhe entworfen.

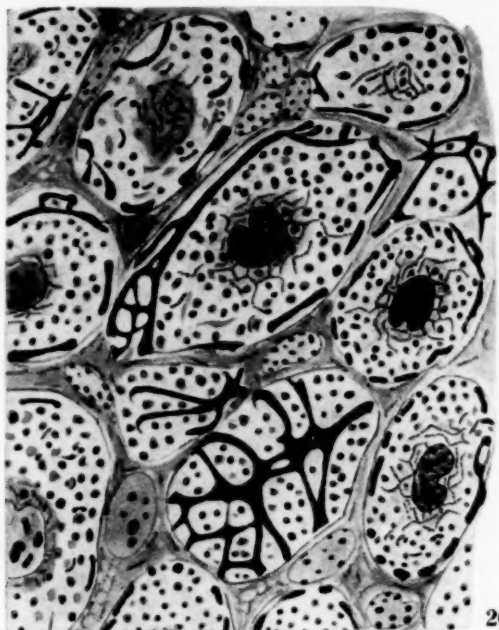
- Fig. 61 a—c. Jugendstadien intraepithelialer Melanophoren eines 2,5 cm langen Embryos mit blauen Granula im Plasma. Kern in b und c exzentrisch gelegen. Vergr. 1360:1.
- Fig. 62 a—d. Intraepitheliale Melanophoren eines älteren Embryos; in a und b neben dem Kern die Sphäre sichtbar; in c Anastomosen der Ausläufer; in allen Zellen bräunliche Melaningranula entwickelt; in d daneben noch deutlich blaue Granula sichtbar. Vergr. 1360:1.
- Fig. 63. Subepidermale Melanophore eines älteren Embryos. Zentrale körnchenfreie Sphäre, exzentrischer Kern sichtbar; Zelleib mit zahlreichen blauen Granula und vereinzelt dunklen im Umkreis der Sphäre. Vergr. 1360:1.
- Fig. 64. Subepidermale Melanophore eines älteren Embryos im Zustand mittlerer Pigmentexpansion. Ausläufer von bräunlichen Melaninkörnchen erfüllt, die um die blau gefärbte Sphäre dichter geballt sind; neben dieser Pigmentanhäufung, zum Teil in ihr, der Kern. Vergr. 1360:1.
- Fig. 65. Subepidermale Melanophore eines älteren Embryos. Ausläufer zum Teil von Pigment entleert; nur ein Kern zum Teil sichtbar. Vergr. 1360:1.
- Fig. 66. Subepidermale Melanophore eines älteren Embryos. Ausläufer von den Melaningranula entleert, lassen blaue Körnung erkennen; aus der zentral geballten Melaninmasse ragen die Kerne zum Teil hervor. Vergr. 1360:1.
- Fig. 67. Subepidermale Melanophore eines älteren Embryos. Ausläufer vollkommen entleert; ohne jede Körnung. Bräunliche Melaningranula zu einem zentralen Pigmentkuchen geballt, der von einer Zone blauer Granula umgeben ist, in der die Kerne liegen. Vergr. 1360:1.



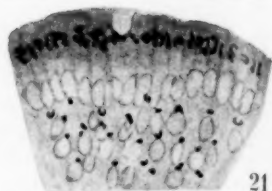




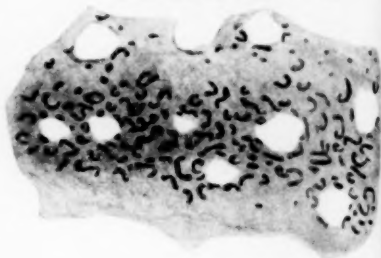




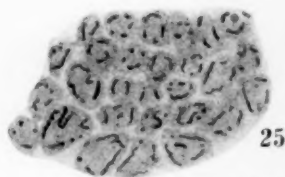
20



21



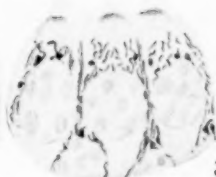
22



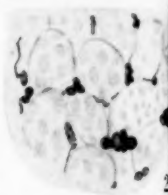
25



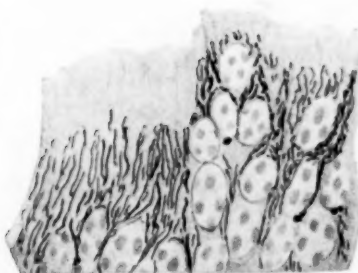
23



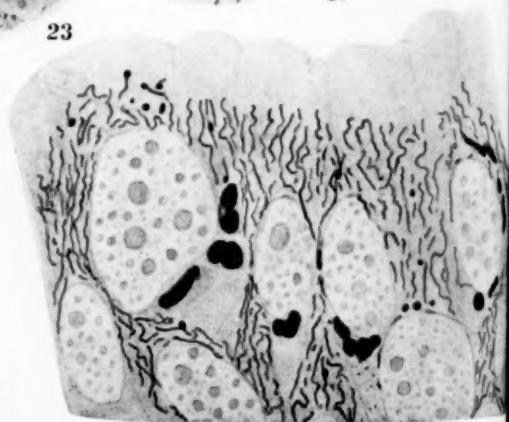
37



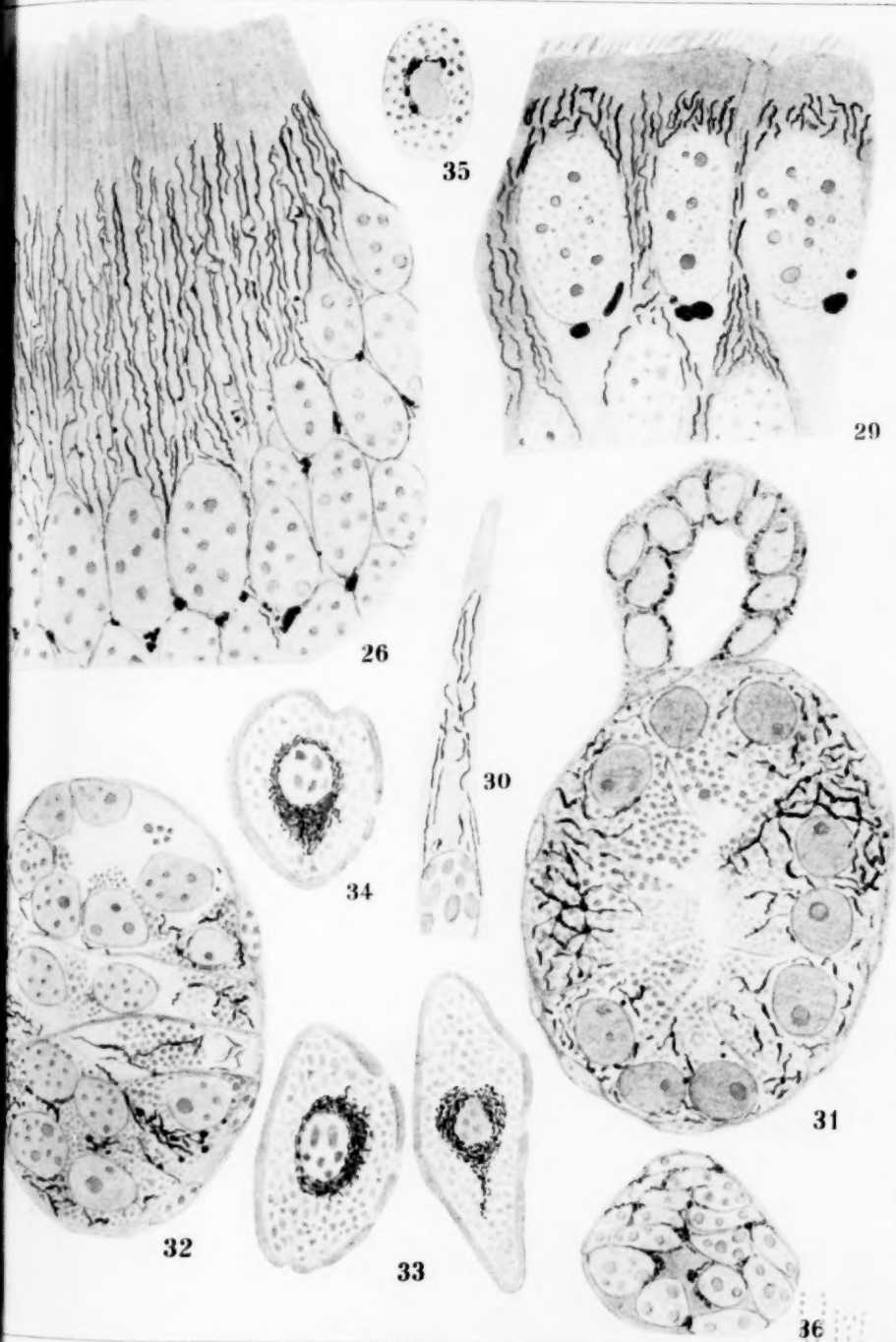
2



27



3



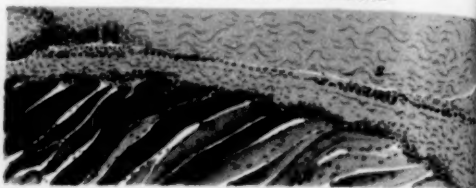
Mäuseschnauze



Mäuselunge



Muskel-Sehnen-Ansatz



Mäuseschwanz



Sublingual



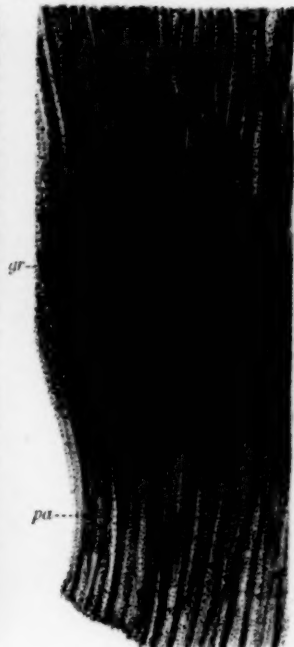
7a

Kaninchenniere

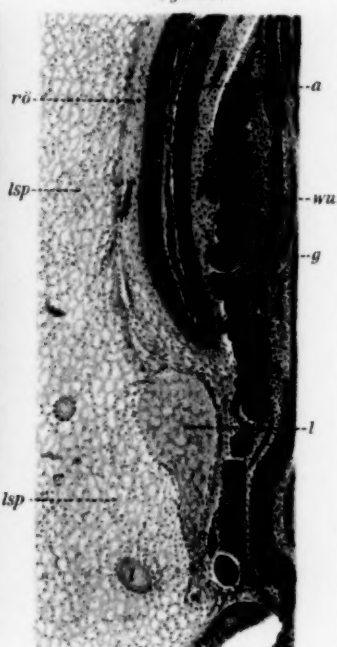
Niere, gekocht



3^a



3^b



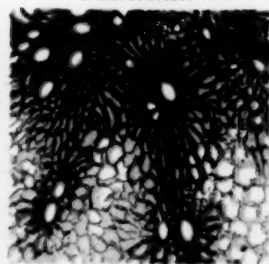
6^a

Radieschen

Niere, gekocht



7^b



8

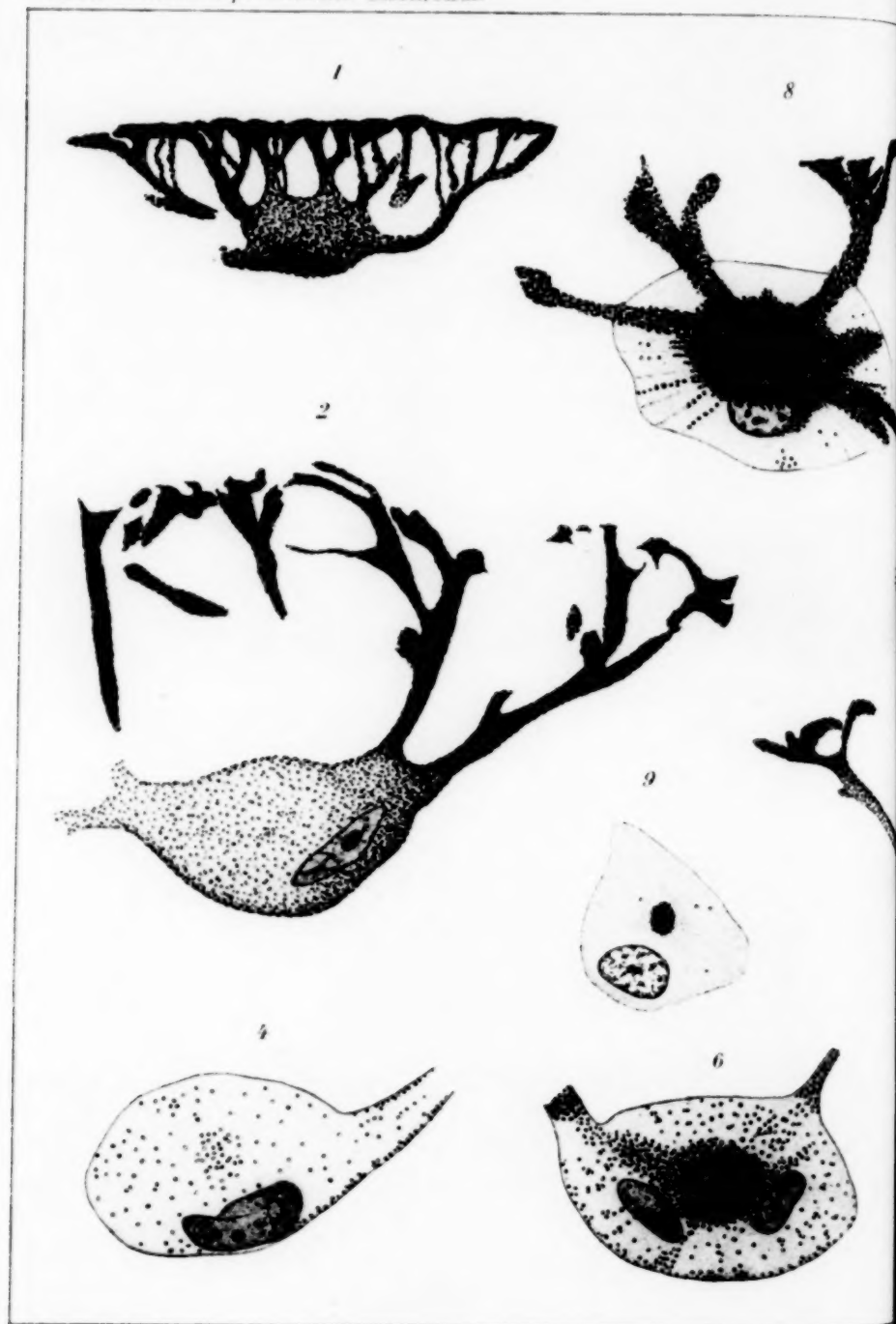
Sublingualis, gekocht



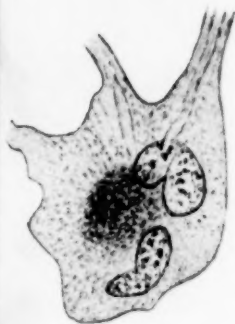
7^c



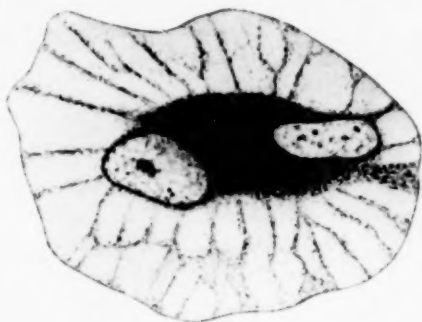
6^b



13



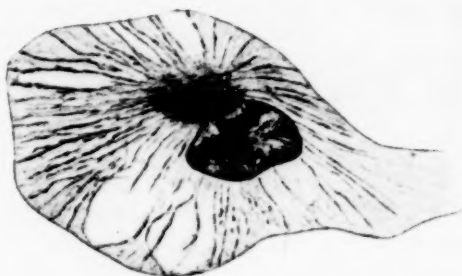
10



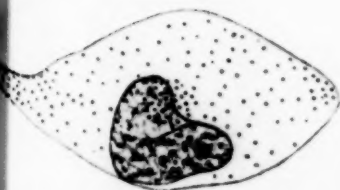
3



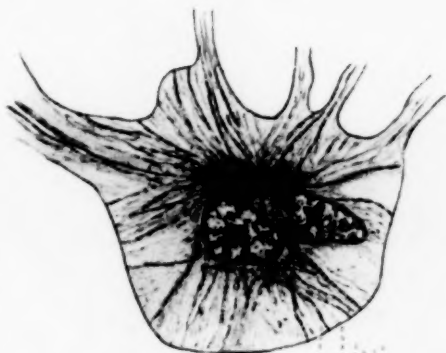
11



5

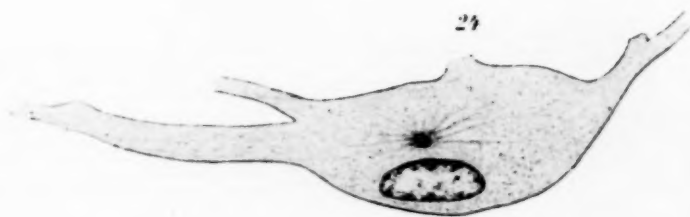
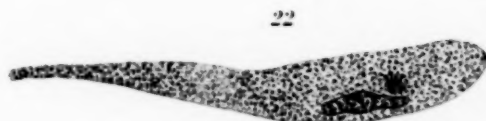


12



7



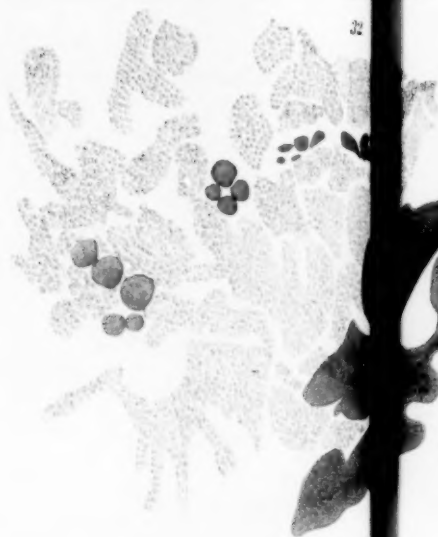




31



32



35



36



38



37



32

33

34

41

42

43

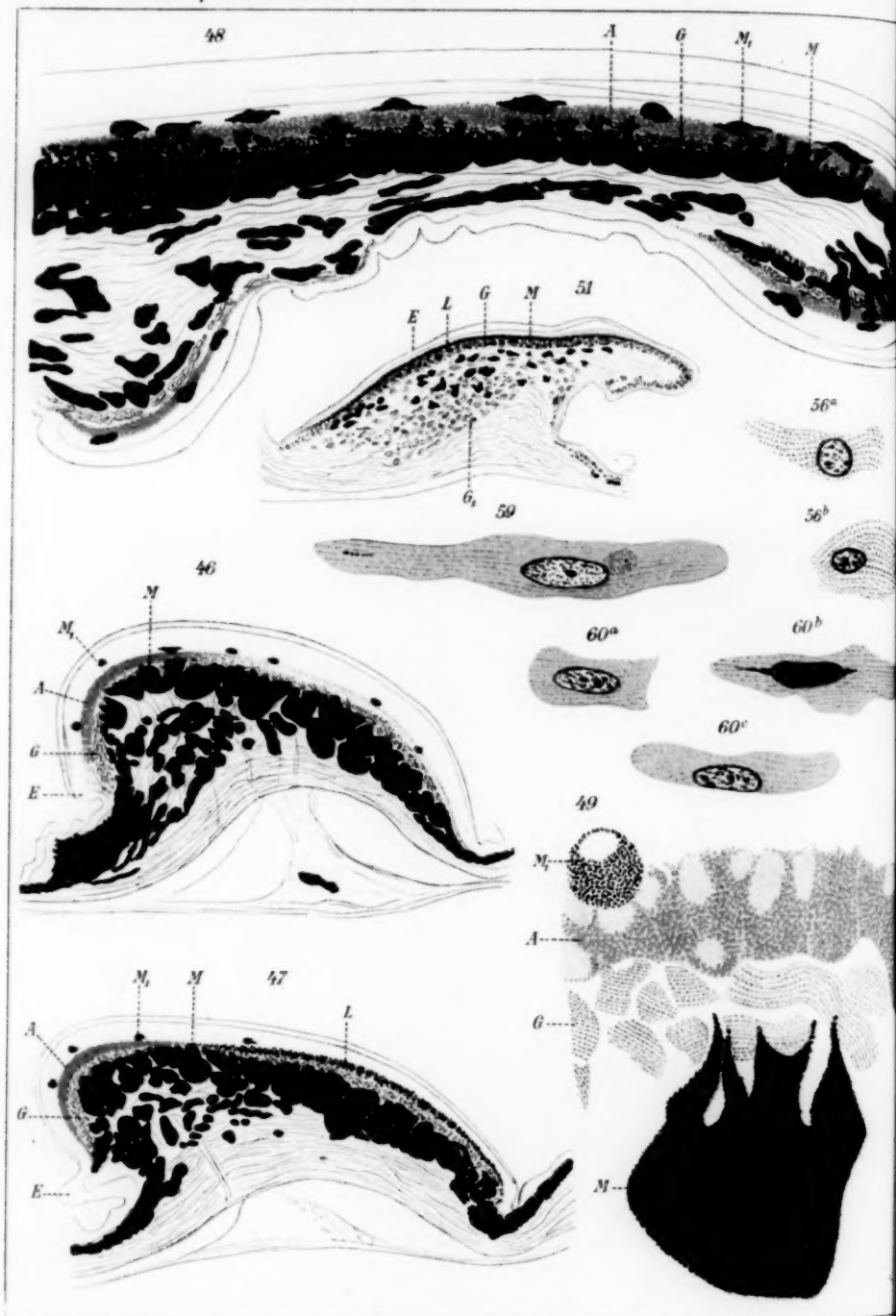
44

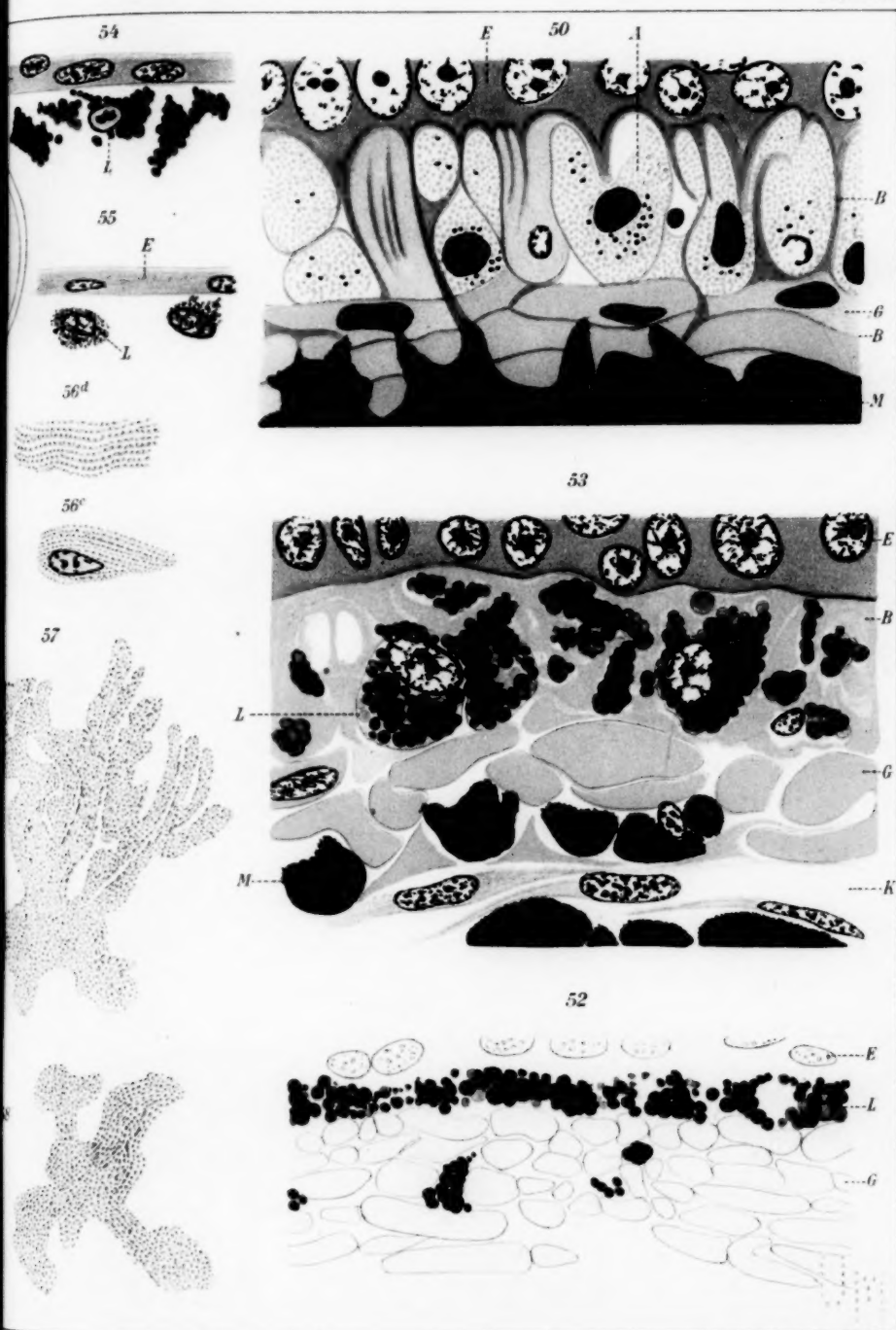
45

39

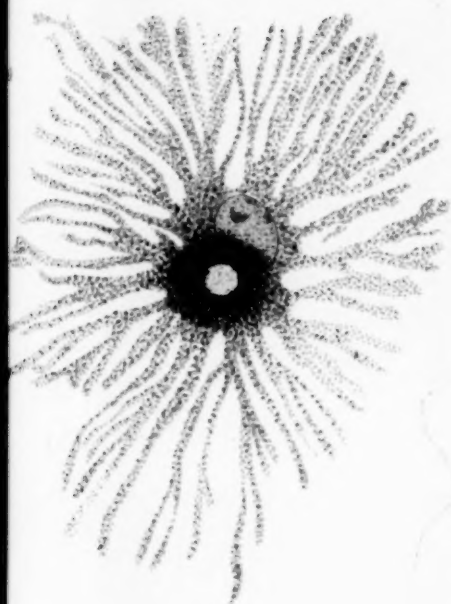
40











62^c



62^b

67



62^a